Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

H. AUTRUM
MÜNCHEN

K. v. FRISCH
MÜNCHEN

H. H. WEBER
HEIDELBERG

45. BAND, 2. HEFT

MIT 63 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 11. DEZEMBER 1961)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1961

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 35.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. H. Autrum, München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg 1 · Postfach 3027 · Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf · Heidelberger Platz 3 · Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

45. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 2. Heft

Seite

Pohl, H., Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. (Untersuchungen an *Myotis myotis* Borkh., *Glis glis* L. und *Mesocricetus auratus* Waterh.) Mit 24 Textabbildungen 109

Kiechle, H., Die soziale Regulation der Wassersammeltätigkeit im Bienenstaat und deren physiologische Grundlage. Mit 20 Textabbildungen . . . 154

Nachtigall, W., Funktionelle Morphologie, Kinematik und Hydromechanik des Ruderapparates von *Gyrinus*. Mit 19 Textabbildungen 193

Yanni Hanna, M., Effect of excess glucose on the carbohydrates, water and fat contents of the tissues of *Clarius lazera* 227

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 109—153 (1961)

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

TEMPERATURREGULATION UND TAGESPERIODIK DES STOFFWECHSELS BEI WINTERSCHLÄFERN*

(UNTERSUCHUNGEN AN *MYOTIS MYOTIS* BORKH., *GLIS GLIS* L. UND *MESOCRICETUS AURATUS* WATERH.)

Von

HERMANN POHL

Mit 24 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. August 1961)

Inhaltsübersicht

Seite

A. Einleitung und Fragestellung 109
B. Material und Methodik 112
C. Experimente und Ergebnisse 114
I. Untersuchungen an *Myotis myotis* BORKH. 114
1. Temperaturregulation im Sommer 114
2. Temperaturregulation im Winterschlaf 120
3. Vergleich Sommerlethargie — Winterschlaf 125
4. Tagesperiodik des Stoffwechsels 127
5. Vergleich *M. myotis* — *B. barbastella* SCHREB. 130
II. Untersuchungen an *Glis glis* L. 132
1. Temperaturregulation im Sommer 132
2. Stoffwechsel im Winterschlaf 136
3. Tagesperiodik des Stoffwechsels 137
III. Untersuchungen an *Mesocricetus auratus* WATERH. 140
1. Temperaturregulation im Sommer 140
2. Temperatur und Winterschlafbereitschaft 140
3. Einfluß der Temperatur auf die Länge der Winterschlafperioden . . 142
D. Diskussion 143
Zusammenfassung 149
Literatur 150

A. Einleitung und Fragestellung

Trotz vieler Erkenntnisse und Theorien über den Winterschlaf der Warmblüter[1] ist es bis heute nicht gelungen, seine primäre Ursache und Steuerung zu klären oder seinen Gesamtmechanismus zu verstehen. Dafür sind folgende Gründe bestimmend:

* Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. F. P. MÖHRES, danke ich für die Überlassung des Themas und wertvolle Anregungen und Hinweise. Ebenfalls zu Dank verpflichtet bin ich Herrn Dr. H. LÖHRL für die Beschaffung der Siebenschläfer und Herrn H. FRANK und dem *Heimat- und Höhleverein* in Laichingen (Württemberg) für die freundliche Unterstützung beim Besuch der schwäbischen und slowenischen Höhlen. Die Arbeit wurde gefördert durch Mittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die Prof. MÖHRES zur Verfügung standen.

[1] Neuere zusammenfassende Literatur: KAYSER (1953), LYMAN u. CHATFIELD (1955), EISENTRAUT (1956), HERTER (1956).

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. H Autrum, München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg 1
Postfach 3027
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

45. Band

Inhaltsverzeichnis

2. Heft

Seite

Pohl, H., Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. (Untersuchungen an *Myotis myotis* Borkh., *Glis glis* L. und *Mesocricetus auratus* Waterh.) Mit 24 Textabbildungen 109

Kiechle, H., Die soziale Regulation der Wassersammeltätigkeit im Bienenstaat und deren physiologische Grundlage. Mit 20 Textabbildungen . . . 154

Nachtigall, W., Funktionelle Morphologie, Kinematik und Hydromechanik des Ruderapparates von *Gyrinus*. Mit 19 Textabbildungen 193

Yanni Hanna, M., Effect of excess glucose on the carbohydrates, water and fat contents of the tissues of *Clarius lazera* 227

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 109—153 (1961)

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

TEMPERATURREGULATION UND TAGESPERIODIK DES STOFFWECHSELS BEI WINTERSCHLÄFERN*

(UNTERSUCHUNGEN AN *MYOTIS MYOTIS* BORKH., *GLIS GLIS* L. UND *MESOCRICETUS AURATUS* WATERH.)

Von

HERMANN POHL

Mit 24 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. August 1961)

Inhaltsübersicht

Seite

A. Einleitung und Fragestellung 109
B. Material und Methodik 112
C. Experimente und Ergebnisse 114
I. Untersuchungen an *Myotis myotis* BORKH. 114
1. Temperaturregulation im Sommer 114
2. Temperaturregulation im Winterschlaf 120
3. Vergleich Sommerlethargie — Winterschlaf 125
4. Tagesperiodik des Stoffwechsels 127
5. Vergleich *M. myotis* — *B. barbastella* SCHREB. 130
II. Untersuchungen an *Glis glis* L. 132
1. Temperaturregulation im Sommer 132
2. Stoffwechsel im Winterschlaf 136
3. Tagesperiodik des Stoffwechsels 137
III. Untersuchungen an *Mesocricetus auratus* WATERH. 140
1. Temperaturregulation im Sommer 140
2. Temperatur und Winterschlafbereitschaft 140
3. Einfluß der Temperatur auf die Länge der Winterschlafperioden . . 142
D. Diskussion 143
Zusammenfassung 149
Literatur 150

A. Einleitung und Fragestellung

Trotz vieler Erkenntnisse und Theorien über den Winterschlaf der Warmblüter[1] ist es bis heute nicht gelungen, seine primäre Ursache und Steuerung zu klären oder seinen Gesamtmechanismus zu verstehen. Dafür sind folgende Gründe bestimmend:

* Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. F. P. MÖHRES, danke ich für die Überlassung des Themas und wertvolle Anregungen und Hinweise. Ebenfalls zu Dank verpflichtet bin ich Herrn Dr. H. LÖHRL für die Beschaffung der Siebenschläfer und Herrn H. FRANK und dem *Heimat- und Höhleverein* in Laichingen (Württemberg) für die freundliche Unterstützung beim Besuch der schwäbischen und slowenischen Höhlen. Die Arbeit wurde gefördert durch Mittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die Prof. MÖHRES zur Verfügung standen.

[1] Neuere zusammenfassende Literatur: KAYSER (1953), LYMAN u. CHATFIELD (1955), EISENTRAUT (1956), HERTER (1956).

1. Der natürliche Winterschlaf wird sowohl von *inneren* Faktoren *(jahresperiodische Änderungen der Funktion des neurovegetativen und endokrinen Systems)* als auch von *äußeren* Faktoren *(Temperatur, Wechsel der Tageslänge)* und ihren gegenseitigen Wechselwirkungen bestimmt. Diese Faktoren lassen sich im Experiment nur schwer voneinander trennen oder von anderen periodischen Umstellungen des Organismus (z.B. Fortpflanzungszyklen) abgrenzen.

2. Die Lokalisation und wechselseitigen Funktionsbeziehungen zentralnervöser Regulationsmechanismen *(Temperaturregelung, Wach-Schlaf-Steuerung)*[1] sind heute noch weitgehend unbekannt.

3. *Die Temperaturregulation* und das *Winterschlafverhalten* sind bei den Winterschläfern verschiedener Ordnungen (Insectivora, Chiroptera, Rodentia) sowie innerhalb der Familien und Gattungen (Cricetidae — Gliridae) *unterschiedlich ausgeprägt.*

Die meisten der heute bekannten Winterschläfer sind infolge ihrer Kleinheit und dadurch bedingten relativ größeren Körperoberfläche während der Ruhe einer erhöhten Stoffwechselbelastung ausgesetzt und sind auch im Sommer *thermoregulatorisch labil* (KEYSER 1939, 1953). Sie besitzen eine größere Schwankungsbreite ihrer Wachtemperatur (EISENTRAUT 1947, 1956, 1956/2).

THAUER (1954) hat auf die Bedeutung des Fehlens oder der geringen Empfindlichkeit zentraler Kaltrezeptoren für die Einstellung des unteren Grenzwertes der Körpertemperatur — auch im Winterschlaf — hingewiesen.

Neue Erkennntnisse über die Entwicklung der Temperaturregulation bei jungen Säugern und Vögeln lassen in vielen Fällen eine direkte Beziehung zwischen *unvollkommener Hommoiothermie* und größerer *Kälteunempfindlichkeit* vermuten (ADOLPH 1951, WOLBURG 1956). Die kritische Temperaturschwelle für die Funktion des Kreislaufs, der Atmung, der Nervenerregung und Erregungsleitung in den Zentren und der Peripherie ist bei allen Winterschläfern erniedrigt[2].

Die besondere Stellung der Fledermäuse unter den Winterschläfern gründet sich auf die von EISENTRAUT (1934) erstmals für viele Arten der gemäßigten Breiten beschriebene *sommerliche „Tagesschlafl ethargie"*. Während des normalen Ruheschlafs fallen Stoffwechsel und Körpertemperatur dieser Tiere bis zu einem bestimmten, der jeweiligen Höhe der Umgebungstemperatur entsprechenden Wert. Die Folge ist ein mehr oder weniger tiefer Lethargiezustand. Über den Grad der Homoiothermie bei den Fledermäusen und den Unterschied zwischen „Tagesschlafl ethargie" und eigentlichem Winterschlaf sowie deren steuernden Faktoren gehen die Ansichten heute noch auseinander[3].

---

[1] HESS (1930, 1948, 1949), UIBERALL (1934), HENSEL (1955).

[2] ADOLPH 1951, CHATFIELD u. Mitarb. (1948, 1951), SUOMALAINEN u. SARAJAS (1951), KAYSER u. HIEBEL (1952), SARAJAS (1954).

[3] BURBANK u. YOUNG (1934), EISENTRAUT (1934, 1947, 1956), REEDER (1949), REEDER u. COWLES (1951), HOCK (1951), KAYSER (1950).

Nach der Meinung Hocks (1951) unterscheiden sich die Fledermäuse grundsätzlich von den übrigen Säugern, selbst von anderen Winterschläfern. Nach Kayser (1953) fällt der Übergang von der Tagesschlaflethargie zur Winterlethargie auch bei den Fledermäusen mit tiefgreifenden Veränderungen der Funktion der endokrinen Drüsen zusammen. Nach der Auffassung vieler Autoren ist der Winterschlaf der Fledermäuse dagegen nur eine „quantitative Steigerung ihrer Tagesschlaflethargie" (zit. nach Hensel 1955).

Reeder u. Cowles (1951) konnten jedoch bereits Unterschiede in der Höhe des Temperaturregulationsvermögens bei zwei Fledermausarten, *Myotis velifer* und *Macrotus californicus*, feststellen.

Einen Abfall der Körpertemperatur und „winterschlafähnliche" Lethargieerscheinungen während des normalen Ruheschlafs im Sommer und bei Kältebelastung beschrieben neuerdings Bartholomew und Cade (1957) für *Perognathus longimembris* (Taschenmaus) und Johansen und Krog für *Sicista betulina* (Birkenmaus) (1959).

In den letzten Jahren haben Rawson (1956), Folk (1957) und Menaker (1959) Untersuchungen an *Myotis lucifugus* und *Eptesicus fuscus* veröffentlicht, in denen sie die Bedeutung endogen gesteuerter Rhythmen der Aktivität und Körpertemperatur für den Winterschlaf hervorheben.

Menaker (1959) konnte tagesperiodische Schwankungen der Rektaltemperatur in der Größenordnung von 0,75° C unter konstanten Umweltbedingungen noch im tiefen Winterschlaf nachweisen. Nach den Beobachtungen Folks (1957) geschieht das Erwachen aus dem Winterschlaf bei Fledermäusen, Zieseln und Goldhamstern bevorzugt zu Tageszeiten, die für ihre normalen Aktivitätsperioden charakteristisch sind.

Ein Fortlaufen der *„inneren Uhr"* (Bünning 1958) auch während des tiefen Winterschlafs bei niederen Körpertemperaturen ist demnach wahrscheinlich.

Nach Abschluß meiner Untersuchungen hat König (1960) über jahresperiodische Änderungen der Stoffwechselhöhe, der motorischen Aktivität, des Körpergewichts und der Ausbildung des Haarkleides und deren Beeinflussung durch den jahreszyklischen Wechsel der Tageslänge beim Siebenschläfer *(Glis glis)* berichtet.

Meinen Untersuchungen lagen folgende Fragestellungen zugrunde:

1. Unterscheidet sich der echte Winterschlaf der Fledermäuse prinzipiell von dem zu jeder Jahreszeit bei Kälte und Nahrungsmangel eintretenden „winterschlafähnlichen" Lethargiezustand?

2. Bis zu welchem Grad regulieren die Fledermäuse ihre Körpertemperatur bei normalen Umgebungstemperaturen und bei Belastung durch Kälte und Nahrungsmangel im Sommer und im Winter?

3. Welche Rolle spielt die Tagesperiodik des Stoffwechsels beim Übergang von der normalen Ruheschlaflethargie in den Winterschlaf, und kann sie auch im tiefen Winterschlaf noch nachgewiesen werden?

Als Versuchstier diente die häufigste einheimische Art *Myotis myotis* Borkh., da, entsprechend ihrem natürlichen Biotop, ähnliche klimati-

sche Bedingungen im Laboratorium sowohl im Sommer (Dachboden) als auch im Winter (Klimaschrank) geschaffen werden konnten.

Zum Vergleich habe ich Untersuchungen an zwei Vertretern der Rodentia, dem Siebenschläfer (*Glis glis* L.) und dem Goldhamster (*Mesocricetus auratus* WATERH.) durchgeführt, um eventuell bestehende Besonderheiten im Winterschlafverhalten erkennen zu können.

Die Verwendung einer neuen Sotffwechselmeßmethode bei freier Luftatmung der Tiere erlaubte erstmals über einen längeren Zeitraum laufende, kontinuierliche Bestimmungen des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlendioxydabgabe. Dadurch konnte der natürliche Entwicklungsverlauf des Winterschlafs ohne Störung des Schlafzustandes verfolgt werden (vgl. WYSS 1932, KAYSER 1953).

B. Material und Methodik

a) Fledermäuse. Für meine Untersuchungen habe ich insgesamt 38 Tiere der Art *Myotis myotis* BORKH., teils in ihren Sommerquartieren in der Umgebung Tübingens, teils an Überwinterungsplätzen in Höhlen der Schwäbischen Alb gefangen. Außerdem habe ich sechs *Barbastella barbastella* SCHREB. im Winter aus einer Höhle geholt. Die Tiere wurden während der Gefangenschaft in Gruppen zu 4—10 in großen, mit Perlongaze bespannten Holzkäfigen (Maße: $100 \times 52 \times 55$ cm) gehalten. Als Versuchsraum diente eine temperaturregelbare, fensterlose Dachbodenkammer, deren Türöffnung zum Dachbodenraum mit einem schwarzen Stoffvorhang bespannt war. Für die Kälteversuche wurden die Käfige in einen Klimaschrank (Innenmaße: $100 \times 60 \times 120$ cm) gestellt. Bei ständigem Umlauf des Kühlwassers wurde eine Temperaturkonstanz innerhalb geringer Schwankungen (bis 1,5°) erreicht. Öffnungen in der Rückwand sorgten für den Luftaustausch. Die Feuchtigkeitsbedingungen entsprachen mit 90—100 rel.-% den natürlichen Bedingungen an den Winterschlafplätzen dieser Art. Die Tiere wurden täglich zwischen 18^{00} und 20^{00} Uhr gefüttert (15—20 Mehlwürmer pro Tier und 14täglich einige Tropfen „*Protovit*"). Das Körpergewicht wurde in regelmäßigen Zeitabständen kontrolliert. Die Tiere wurden erst nach einer längeren Eingewöhnungzeit in die Versuche genommen, um zu vermeiden, daß durch plötzliche Ernährungsumstellung Störungen der Temperaturregulation auftraten. Eine Ausnahme bildeten die Tiere, welche im Klimaschrank ihren natürlichen Winterschlaf fortsetzten. Der natürliche Licht-Dunkelwechsel war in allen Versuchen weitgehend ausgeschaltet. Dagegen war jeweils mit den Messungen der Körpertemperatur und Fütterung ein Lichtreiz verbunden. Die Körpertemperaturen wurden jedoch in unregelmäßigen Abständen gemessen, so daß keine „Dressur" auf einen Zeitgeber (ASCHOFF 1955, 1957) möglich war. An die Stelle der natürlichen Zeitgeber (Licht-Dunkelwechsel, Temperatur) trat allein die Fütterungzeit. Als Maß für die Wärmebildung habe ich die Körpertemperatur mittels NTC-Widerständen durch leichtes Andrücken im Nacken der Tiere thermoelektrisch gemessen.

Als Anzeigeinstrument diente ein Ohmmeter („Sekundenthermometer" Fritsching & Co.). Auf diese Weise konnten acht Tiere innerhalb 2 min gemessen werden.

Zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlendioxydabgabe wurde das auf der Grundlage der elektro-physikalischen Wärmeleitfähigkeitsmessung (FILL 1941) arbeitende „Grundumsatzgerät" von Hartmann & Braun verwendet.

Ich habe es entsprechend den Messungen an Kleinsäugern den besonderen Versuchsbedingungen angepaßt[1]. Abb. 1 zeigt eine schematische Darstellung der Versuchsapparatur, daneben ist das aus Plexiglas gefertigte Tiergefäß abgebildet (Abb. 2). Die Einströmöffnung ist zur gleichmäßigen Verteilung des Atemluftstroms als siebartig durchbrochener Konus gestaltet. Die Registrierung des O_2-Defizits und CO_2-Gehalts erfolgte abwechselnd alle 30 sec mittels eines Zweifarben-Punktschreibers (Papiervorschub: 60 mm/Std). Die gesamte Versuchsapparatur stand in einem

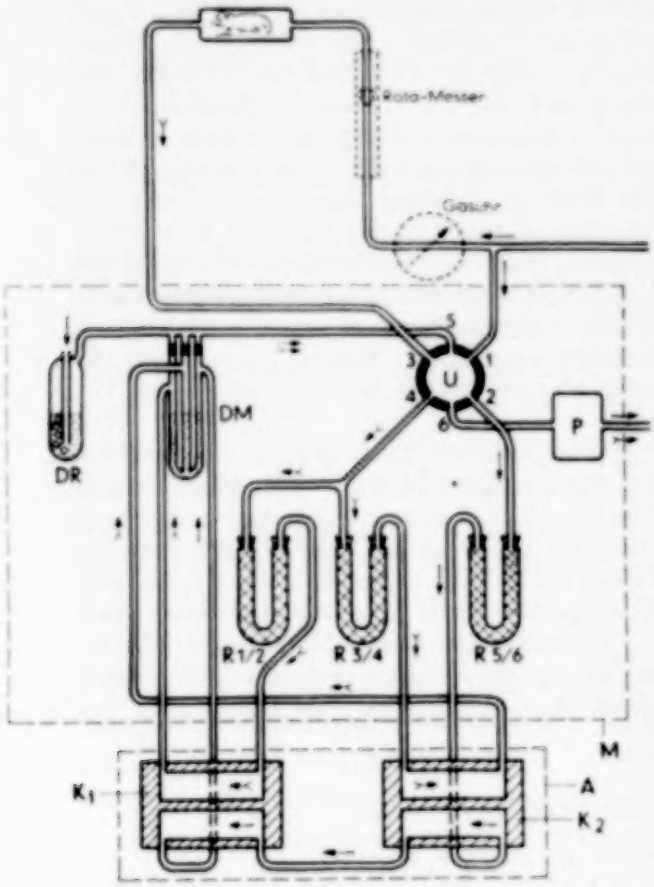


Abb. 1

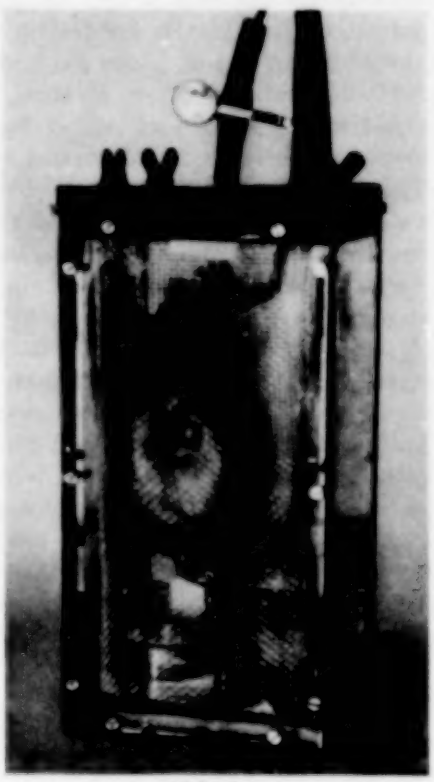


Abb. 2

Abb. 1. Schematische Darstellung des Atemluftweges des Grundumsatzgeräts bei Messung an Kleinsäugern. Original Hartmann & Braun. *U* Umschalter; *P* Pumpe; K_1 und K_2 Meßkammern; *R* Trocken- und Absorptionsrohre für CO_2; *DM* Druckmanometer; *DR* Druckregler; *A* Analysator; *M* Meßgehäuse; ↠ Weg der Atemluft; → Weg der Vergleichsluft

Abb. 2. Atemgefäß mit einer *M. mydis* im Klimaschrank

abseits der übrigen Institutsräume gelegenen Raum. Temperaturschwankungen um 1° C im Klimaschrank bzw. Tiergefäß traten nur unregelmäßig über längere Zeiträume auf, ebenso geringe Schwankungen der Durchströmungsgeschwindigkeit der Luft (mittlere Durchströmungsgeschwindigkeit: 12 Liter/Std). Die Temperatur innerhalb des Tiergefäßes wurde thermoelektrisch gemessen. Sie betrug während der Versuche $4{,}0 \pm 1°$ C.

Die zur Bestimmung der endogenen Periodik geforderten Voraussetzungen (Aschoff 1958) waren gegeben.

b) Siebenschläfer. Zehn Tiere der Art *Glis glis* L. (3 ♀♀; 7 ♂♂) wurden Mitte September als Jungtiere in Vogelnistkästen gefangen. Bis zum nächsten Frühjahr

[1] Literatur über die Anwendung des Meßprinzips für Stoffwechselbestimmungen an Kleinsäugern: Lotz (1948, 1950), Usinger (1957).

waren sie in Gruppen zu 2—5 Tieren auf dem Dachboden des Instituts den natürlichen Klimaschwankungen ausgesetzt. Als Unterschlupf diente ein Holzkasten oder nur ein Büschel Heu. Die Hauptnahrung bestand aus Sonnenblumenkernen, Äpfeln und Salat. Zu Beginn des Sommers bis zum nächsten Frühjahr wurden sechs Tiere (5♂♂; 1♀) einzeln gehalten (Maße der Einzelkäfige: 65 × 35 × 52 cm). Jedes Tier hatte einen mit Draht bespannten Holzkasten als Schlafnest, welcher mittels einer Klapptür rückseitig geöffnet werden konnte.

Die Körpertemperatur wurde axillar mit Handtaster thermoelektrisch gemessen. Zur Bestimmung des Stoffwechsels wurde ein Tiergefäß aus Plexiglas mit derselben Umkleidung und denselben Maßen wie ein normaler Schlafkasten angefertigt. Den Boden des Gefäßes bildete ein zu einer Mulde geschliffener Kunststoffklotz, in dessen Mitte ein konvex gebogenes Kupferplättchen mit angelöteten NTC-Widerständen zur Messung der äußeren Hauttemperatur des Tieres angebracht war. Die Lufttemperatur im Kasten wurde in der Nähe des Einschlupflochs ebenfalls thermoelektrisch gemessen. Um eine ungehinderte Bewegung des Tieres zwischen Schlafkasten (Atemgefäß) und Außenkäfig zu gewährleisten, wurde auf die Vorschaltung des Gaszählers und Strömungsmessers verzichtet. Die Luft wurde direkt durch die Einschlupföffnung angesaugt. Nähere Einzelheiten der Versuchsbedingungen werden an entsprechender Stelle im experimentellen Teil angegeben.

c) Goldhamster. Die insgesamt 36 untersuchten Tiere der Art *Mesocricetus a. auratus* WATERH. entstammten alle eigener Aufzucht aus verschiedenen Stämmen. Das Alter der Tiere lag zwischen 2 und 24 Monaten. Sie wurden einzeln in Vollglasbecken (Maße: 30 × 21 × 24 cm) mit Torfbelag und reichlich Nestmaterial gehalten. Die Tiere waren während des ganzen Jahres in einem Dachbodenraum den natürlichen Klimaschwankungen ausgesetzt. Für Kälteversuche diente eine temperaturregelbare Klimakammer. Lufttemperatur und -feuchtigkeit wurden mit Thermohygrographen registriert. Bei täglich 1—2maliger Beobachtung wurde lediglich die Anzahl der gerade wachen bzw. Winterschlaf haltenden Tiere bestimmt und frisches Futter gegeben.

C. Experimente und Ergebnisse

I. Untersuchungen an Myotis myotis

1. Temperaturregulation im Sommer. *a) Die Körpertemperatur.* Zur Emittlung des normalen *Tagesrhythmus der Körpertemperatur* unter natürlichen klimatischen Bedingungen im Sommer wurden von Mitte Juni bis Anfang September sechs (im letzten Sommer) und sechs (im letzten Winter) gefangene Tiere getrennt in der Dachbodenkammer gehalten. Ein Regler verhinderte das Absinken der Raumtemperatur unter 18° C. Die Körpertemperaturen von jeweils 4—5 Tieren wurden in *unregelmäßigen* Zeitabständen einmal im Laufe des Tages (meist am Vormittag) und immer kurz vor dem Einstellen der Futterschale am Abend gemessen.

Das Ergebnis zeigt Abb. 3. Es sind nur die bei gleichen Umgebungstemperaturen (20 ± 2^0) erhaltenen Werte eingezeichnet. Die Körpertemperatur sinkt erst in den späten Morgenstunden (6^{00}—8^{00} Uhr) bis nahe der Höhe der Umgebungstemperatur, sie steigt jedoch bereits wieder in den Vormittags- und Mittagsstunden an und erreicht bis gegen 14^{00} bis

15⁰⁰ Uhr die Höhe der Wachtemperatur (35—40° C). Dasselbe Ergebnis gilt auch für die mittlere Umgebungstemperatur von 25 ± 2°. Erst oberhalb 28° bleibt die Körpertemperatur auch während des Ruheschlafs in den Morgenstunden auf der Höhe der Wachtemperaturen („kritische Temperatur", EISENTRAUT 1934). Der Anstieg der Körpertemperatur im Laufe des Tages ist nicht mit einer Aktivitätssteigerung verbunden. Die Tiere sind zwar bei der Messung wach, bleiben jedoch in Schlafstellung beisammen, die nur durch gelegentliches Putzen und Streitereien unterbrochen wird. Bei Kontrollbeobachtungen in den Nachtstunden fand ich die Fledermäuse bis gegen 3⁰⁰ Uhr aktiv, teilweise im Käfig fliegend vor.

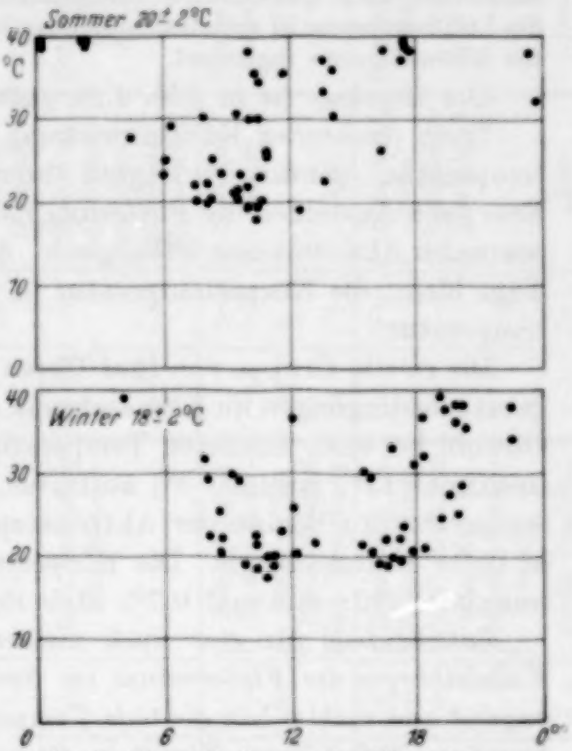


Abb. 3. Tagesrhythmus der Körpertemperatur im Sommer bei 20,0 ± 2° C Umgebungstemperatur. Zum Vergleich darunter bei wachgehaltenen *M. myotis* im Winter (Umgebungstemperatur 18,0 ± 2° C). Mittelwerte aus je 4—5 Einzelmessungen

Im Anschluß daran wurden beide Tiergruppen im Klimaschrank starken Kältebelastungen ausgesetzt und das thermoregulatorische Verhalten beobachtet.

Die erste Gruppe von fünf Tieren war im Juli zunächst hohen Temperaturschwankungen (maximal 13°, minimal 5°) ausgesetzt. Dann blieb die Außentemperatur über 7 Tage konstant 5,0 ± 1°. Die Fütterung

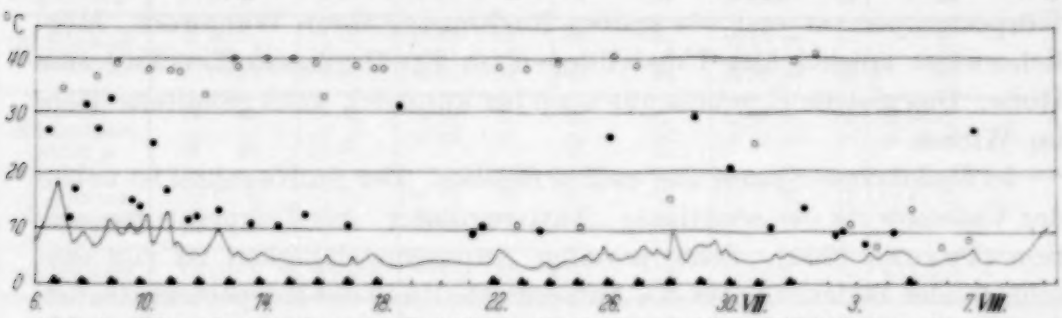


Abb. 4. Körpertemperatur von fünf *M. myotis* (1. Gruppe) bei Kältebelastung im Sommer (Mittelwerte). ● Körpertemperatur während der Ruheperiode; ○ Körpertemperatur während der Aktivitätsperiode; —— Temperatur im Klimaschrank; ▲ Fütterung

wurde während der gesamten Versuchszeit — außer am 17., 18. und 19. 7. (keine Messung!) — beibehalten. Am 1. 8. wurden die Tiere bei gleichmäßig niederem Temperaturverlauf nicht mehr gefüttert.

Bis 23. 7. habe ich die Körpertemperaturen mit Handtaster gemessen; danach wurde die äußere Hauttemperatur mittels eines zwischen die dicht beisammen hängenden Tiere geschobenen Plexiglasklötzchens (mit NTC-Widerstand) sowie die Lufttemperatur in unmittelbarer Umgebung der Tiere gemessen und außerhalb des Klimaschranks registriert.

Das Ergebnis ist in Abb. 4 dargestellt.

Trotz dauernder Kälteeinwirkung auf die Tiere steigt ihre Körpertemperatur spontan zu Beginn ihrer Aktivitätsphase am Abend an. Erst nach Aussetzen der Fütterung bleiben die Tiere auch während ihrer normalen Aktivitätszeit lethargisch. Auch während der Ruheperiode am Tage bleibt die Körpertemperatur im Mittel 5,5° über der Umgebungstemperatur.

Die zweite Gruppe von fünf Tieren wurde im August denselben Temperaturbedingungen im Klimaschrank ausgesezt, jedoch ohne Fütterung. Obwohl bei einer mittleren Temperatur von 6—8° hohe Schwankungen (maximal 11°; minimal 3°) auftraten, wurde der Anstieg der Körpertemperatur zu Beginn der Aktivitätsphase gehemmt: die Tiere blieben in tiefer Kältelethragie. Die Körpertemperaturen lagen im Mittel 2,7° (maximal 5,0; minimal 0,7°) über der herrschenden Lufttemperatur.

Entscheidend für eine auch während der Aktivitätsphase anhaltende Kältelethargie der Fledermäuse im Sommer ist demnach das Nahrungsangebot und nicht allein die tiefe Temperatur. Das Temperaturregulationsvermögen ist bei diesen Tieren im Sommer auch bei starker Kältebelastung hoch entwickelt, wenn sie die Möglichkeit haben, ihren großen Energieverlust infolge des kompensatorischen Stoffwechselanstiegs durch genügende Nahrungsaufnahme voll zu decken.

Im Vergleich zum normalen täglichen Verlauf der Körpertemperatur (vgl. Abb. 3) ist der Tagesrhythmus der Körpertemperatur nach einer längeren Lethargieperiode im Sommer strenger an die tägliche Ruhe-Aktivitätsperiodik gebunden. Bei der Mehrzahl der Tiere erreicht die Körpertemperatur erst am späten Nachmittag ihren Wachwert. Möglicherweise spielen hier Umstellungen im Ernährungsstoffwechsel eine Rolle. Das gleiche Ergebnis gilt auch für künstlich wach gehaltene Tiere im Winter.

b) Endokrines System und weißes Blutbild. Der Stoffwechsel ist neben der Vasomotorik der wichtigste „Aktivregulator" der Temperaturregulation (THAUER 1954). Seine jeweilige Anpassungsfähigkeit ist von entscheidender Bedeutung für die Aufrechterhaltung der Körpertemperatur. Bei der Regulation des Stoffwechsels spielen hormonale Systeme neben neurovegetativen eine wichtige Rolle, wobei besonders der Schilddrüse und ihrer Steuerung durch das *thyreotrope Hormon* des Hypophysenvorderlappens eine zentrale Bedeutung zukommt (SCHARF 1954).

Nach der heutigen Kenntnis produzieren die B-Zellen *(basophile Zellen)* der Adenohypophyse einen *„metabolic factor"* (GREER 1952), während die Y-Zellen

Tabelle 1. *Untersuchungen von HVL und Thyreoidea von M. myotis im Sommer und Winter*
Zusammenstellung der Ergebnisse und Versuchsdaten

Aktivitätszustand	Tier-Nr.	Geschlecht	Raumtemperatur (° C)	Körpertemperatur (° C)	Körpergewicht (g)	Anteil des braunen Fettkörpers (%)	Datum	HVL: A-Zellen	HVL: B-Zellen	HVL: Y-Zellen	HVL: Gesamtdrüse	*Thyreoidea*: Follikelepithel	*Thyreoidea*: Kolloid	*Thyreoidea*: Gesamtdrüse	Differentialblutbild (Gesamtleukozyten)
Wach (aktiv)	7	♀	25,0	38,0	25,9	1,8	28. 8.	+			A-Zellen vorherrschend; B-Zellen am Rand Pseudofollikel!	m	+	normal aktiv Proliferation	Neutrophilen/Lymphozyten ausgeglichen
	30	♀	26,5	—	22,8	2,3	26. 8.	+		+		m	(+)		
	31	♀	26,6	38,5	21,7	0,95	26. 8.	+							
Tagesschlaflethargie	14	♂	15,0	19,7	29,3	4,3	1. 9.	+	+	(−)	wenig Pseudofollikel (s. Abb. 11a)	−	++	Speicherdrüse	Lymphozytose (Leukozytose)
	15	♀	15,0	18,8	28,9	3,7	1. 9.	+	+	+		−	++		
Kälte-lethargie	25	♂	4,7	5,2	24,4	1,4	28. 8.	+	+		A-Zellen vacuolisiert, keine Pseudofollikel				Neutrophilie (Leukopenie)[1]
	26	♂	3,5	5,5	22,2	1,3	29. 8.	+	+						
	13	♂	4,2	5,0	23,5	2,8	25. 8.					+	(+)	aktiv; Sekretion	
Kältebelastung (wach; Erwachen)	10	♀	8,0	39,0	24,3	2,9	24. 8.	+	++	+	stark basophile Randzone	(++)	−	hochaktiv (Follikelauflösung)	Neutrophilie (Leukozytose)
	12	♀	8,0	18,0	24,2	2,4	24. 8.	+	++			++	(+)	hochaktiv, Resorption	
Winterschlaf (Klimaschrank)	W_1	♀	4,0	5,0	26,8	2,3	26. 1.	+	+	+	Zonierung in A- und B-Bereich, große Pseudofollikel	−	++	Speicherdrüse	Neutrophilie (Leukopenie)
	W_2	♀	4,0	5,2	30,2	2,6	26. 1.	+	+	+		−	++		
	W_3	♂	4,0	5,3	25,4	2,3	26. 1.	+	+	+		−	++		
	W_4	♂	4,0	5,0	21,7	2,4	26. 1.	++	(+)	−	keine Zonierung	+	(+)	aktiv	
Winterschlaf (Höhle)	W_5	♂	6,7	8,0	—	—	14. 2.	+	+	+	Zonierung (A-Zellen vermindert) (B-Zellen von Nr. W_7 stark vacuolisiert)	−	++	Speicherdrüse (Follikel<; Atrophie!)	Neutrophilie (Leukopenie)
	W_6	♂	6,7	8,1	—	—	14. 2.	+	+	+		−	++		
	W_7	♀	4,0	5,0	24,0	1,8	19. 2.	+	++	+		−	++		
Tagesschlaf im Winter	W_8	♀	23,0	24,5	24,5	—	22. 2.	+	++	++	große Pseudofollikel, A-Zellen vermindert	++	(+)	aktiv (Sekretion, Resorption)	Lymphozytose (Leukozytose)

[1] Nr. 13 Leukozytose! (Belastung).

(helle Zellen) und T-Zellen als Produktions- bzw. Speicherungsorte des *„growth factor"* (GREER) angenommen werden (SCHARF 1954). Die A-Zellen *(acidophile Zellen)* werden für die Produktion bzw. Speicherung des *ACTH* und des *somatotropen Hormons* verantwortlich gemacht (SCHARF, EHRENBRAND u. FÖRSTER 1954).

Während meiner Sommerversuche hatte ich Gelegenheit, den Hypophysenvorderlappen (HVL) und die Thyreoidea von *M. myotis* in verschiedenen Aktivitätszuständen zu vergleichen. Da die Fledermäuse jeweils verschieden hohen thermoregulatorischen Belastungen ausgesetzt wurden, war zu erwarten, daß sich diese auch im Funktionszustand der an der Temperaturregulation direkt beteiligten endokrinen Drüsen ausdrücken (WATZKA 1934, SCHARF 1954). In Tabelle 1 sind die Ergebnisse zusammen mit allen wichtigen Daten dargestellt.

Gleichzeitig habe ich das Differentialblutbild (Neutrophilen/Lymphozytenverhältnis) in denselben Aktivitätszuständen untersucht. Die Ergebnisse können jedoch infolge des geringen Materials nur als Hinweise gelten (s. Tabelle 2).

Tabelle 2. *Untersuchungen des weißen Blutbildes (Differentialblutbild) von M. myotis in verschiedenen Aktivitätszuständen im Sommer*

Aktivitätszustand	Tier-Nr.	Geschlecht	Raumtemperatur °C	Körpertemperatur °C	Neutrophile %	Lymphozyten %	Eosinophile %	Gesamtleukozyten
Wach (aktiv)	30	♀	26,5	—	60,5	36,0	2,0	1. Leukopenie
	31	♀	26,0	38,5	52,0	45,0	1,0	1. Leukopenie
	7	♀	25,0	38,0	52,0	46,0	1,0	
		♂	20,0	—	50,0	44,0	3,0	
		♀	19,0	—	36,0	49,0	4,0	
		♀	19,0	—	44,0	52,0	2,5	
Normaler Tagesschlaf		♀	22,4	26,7	38,0	58,0	4,0	
			21,8	30,0	64,0	34,0	1,0	Leukozytose
			21,8	36,0	72,5	23,0	1,5	Leukozytose
			21,7	34,0	40,0	55,0	0,5	Leukozytose
			21,7	29,0	62,5	34,0	2,5	Leukozytose
		♀	19,0	—	42,5	48,0	7,0	Leukozytose
Tagesschlaflethargie		♂	20,5	23,0	53,5	42,0	2,0	Leukozytose
		♂	20,5	23,0	51,0	46,0	1,0	Leukozytose
	14	♂	15,0	19,7	53,0	42,0	1,0	Leukozytose
	15	♀	15,0	18,8	47,0	51,0	1,0	Leukozytose
		♂	15,0	—	44,0	56,0	0	Leukocytose
		♀	15,0	—	32,0	66,0	1,0	Leukozytose
Kälte-lethargie		♀	4,8	5,6	72,0	25,0	1,0	Leukopenie
	25	♂	4,6	5,2	85,0	12,0	3,0	Leukopenie
	26	♂	3,5	5,5	85,0	14,0	0	Leukopenie
	13	♂	4,2	5,0	78,0	20,0	0	Leukozytose
Erwachen	12	♀	8,0	18,0	64,0	35,0	1,0	Leukozytose
Wach (Kälte)	10	♀	8,0	39,0	66,5	27,5	2,5	Leukozytose

Bisher liegen nur einzelne vergleichende Untersuchungen des weißen Blutbildes von einigen Fledermausarten vor (Worth 1932, Knoll 1939). Tagesperiodische Veränderungen und der physiologische Zustand der Tiere wurden nicht berücksichtigt. Fleischmann (1934) und Raths (1953, 1956, 1957) haben die Ergebnisse ihrer eigenen Untersuchungen und diejenigen anderer Autoren an verschiedenen Winterschläfern zusammengefaßt. Raths (1956) hat daneben die Beteiligung endokriner Organe an den Belastungsreaktionen des weißen Blutbildes bei *Cricetus cricetus* untersucht und seine Ergebnisse und die anderer Autoren ausführlich diskutiert. Nach seinen Ergebnissen (1953) besteht eine direkte Beziehung zwischen dem Neutrophilen/Lymphocytenverhältnis und der Höhe der Körpertemperatur.

Methodik. Hypophyse und Thyreoidea wurden äthernarkotisierten bzw. tief lethargischen Tieren entnommen. Die Hypophysen wurden sofort in „*Susa*" fixiert und mit *Kresazan* nach Romeis gefärbt. Die Schilddrüsen wurden in *Formol (1:9)* fixiert und mit *Tannin-Säurefuchsin und polychromem Methylenblau* nach Krause gefärbt.

Zur Bestimmung des Differentialblutbildes wurden die Blutausstriche mit „*Giemsa*" gefärbt und jeweils 200 Leukozyten ausgezählt.

Ergebnisse. Im HVL von *aktiven Myotis* herrschen die A-Zellen vor. Die basophile Zone ist schmal und vorwiegend auf die äußere Randzone beschränkt. In dieser treten gehäuft Pseudofollikel auf.

Auffallend ist die große Zahl von Y-Zellen *(helle Zellen)* bei Tier *Nr. 30*. Ein Vergleich des HVL mit dem Funktionszustand der Thyreoidea (Proliferationspapillen!) stützt die neuerdings vertretene Auffassung, daß die Y-Zellen einen „growth factor" (Greer) ausschütten. Die anderen aktiven Tiere zeigen übereinstimmend normale Sommerschilddrüsen mit mittelhohem Epithel und kolloidgefüllten Follikeln.

In der tiefen Tagesschlaflethargie treten neben den A-Zellen die B-Zellen stärker in Erscheinung. Y-Zellen und Pseudofollikel treten nur verstreut auf. Die Schilddrüsen dieser Tiere zeigen übereinstimmend das Bild einer Speicherdrüse mit flachem Follikelepithel und prall gefüllten Follikeln.

In tiefer Kältelethargie sind die azidophilen Zellen des HVL auffallend stark vakuolisiert und dicht granuliert. Bei stark durch die Kälte belasteten wachen bzw. erwachenden Tieren tritt eine verbreiterte basophile Randzone und die stark azidophile Färbung der A-Zellen hervor. Große Y-Zellen sind teilweise in Auflösung.

Das aus tiefer Kältelethargie erwachende *Tier Nr. 12* zeigt außerdem einen auffallend großen Pseudofollikel mit Kolloid in der Neuroglia der Neurohypophyse nahe der Pars intermedia.

Die Thyreoidea von stark thermoregulatorisch belasteten Tieren ist stark sekretorisch. Die Epithelzellen sind stark vakuolisiert, das Kolloid ist fast vollständig resorbiert. Teilweise werden die Follikel aufgelöst.

Ein Vergleich der Differentialblutbilder in verschiedenen Aktivitätszuständen ergibt folgende Hinweise: Während der normalen abendlichen

Aktivität herrscht bei *Myotis myotis* eine leichte Neutrophilie bei allgemein niederer Gesamtleukozytenzahl vor. Bei tiefen Umgebungstemperaturen (Belastung) sind ein Umschlag zur Lymphozytose und Eosinophilie und ein Anstieg der Gesamtleukozytenzahl erkennbar. Im normalen Tagesschlaf ist das Neutrophilen-Lymphozytenverhältnis nicht signifikant verändert. In tiefer Tagesschlaflethargie bei Körpertemperaturen unter 20° C herrscht eine ausgeprägte Lymphozytose bei hoher Leukozytenzahl vor. In tiefer Kälteleth argie verschwinden die Leukozyten (Lymphozyten) weitgehend aus dem Blutkreislauf; im Differentialblutbild überwiegen die Neutrophilen (*sympathischer Tonus des vegetativen Nervensystems nach* HOFF 1952). Interessanterweise zeigt *Nr. 13* trotz starker Neutrophilie eine hohe Gesamtleukozytenzahl. Dieses Tier hatte als einziges eine hochaktive Schilddrüse in tiefer Kältelethargie! Bei erwachenden bzw. wachen Tieren in der Kälte tritt wieder eine deutliche Erhöhung der Gesamtleukozytenzahl und Neutrophilie auf.

2. Temperaturregulation im Winterschlaf. *a) Körpertemperatur.* Zehn *Myotis myotis*, die Ende August im Sommerquartier gefangen wurden, kamen sofort in den Klimaschrank, dessen Innentemperatur während der ersten 3 Wochen zur Eingewöhnung der Tiere hohen Schwankungen zwischen Tag und Nacht unterworfen war. Ab 18. 9. (s. Abb. 5) blieb die Temperatur konstant 19,0 ± 1° C. Nach weiteren 3 Wochen wurde die Temperatur allmählich um 10° erniedrigt und bis 5. 11. innerhalb der Grenzen 3,5 und 9,5° gehalten.

Die bei *19,0 ± 1° C* lebenden Tiere zeigten einen ausgeprägten Tagesrhythmus ihrer Körpertemperatur *(24 Std-Ruhe-Aktivitätsperiodik)*, der für die Fledermäuse der gemäßigten Breiten allgemein charakteristisch ist (EISENTRAUT 1934, 1956, 1957). Bei Senkung der Temperatur um 10° blieb die Körpertemperatur zum Zeitpunkt des Aktivitätsbeginns (Fütterung!) an den folgenden Tagen niedriger (bei zwei Tieren am ersten Abend 19,0 und 21,8° C), die Tiere blieben jedoch bis zum 4. Tag im normalen Aktivitätsrhythmus. An diesem Tag kamen erstmals zwei Tiere nicht zur Futterschale. Am 5. Tag waren alle Tiere am Abend tief lethargisch, das Futter blieb unberührt. Die Fledermäuse reagierten in diesem Zustand bei Berührung mit Flügelspreizen, heiserem Kreischen und Rückziehreflex *(Beginn des Winterschlafs)*.

Am 15. 10. erhöhten alle Tiere spontan ihre Körpertemperatur innerhalb 45 min von 12 auf 36—39° C und erschienen alle an der Futterschale. Auch am folgenden Tag hatten die meisten Tiere auf 19° aufgewärmt und kamen auf den Boden des Käfigs, obwohl zu diesem Zeitpunkt noch keine Futterschale mit Mehlwürmern im Käfig stand. Diese Beobachtung ließ vermuten, daß der Ernährungsstoffwechsel einen wichtigen Einfluß auf den Aktivitätsrhythmus hat.

Zur Bestimmung der kritischen Temperatur, bei welcher die Mehrzahl der Tiere während ihrer Aktivitätsperiode nicht mehr erwacht (Hemmung der endogenen Rhythmik) wurden *acht M. myotis* bei täg-

licher Fütterung im Klimaschrank gehalten. Die Temperatur wurde bei zunächst relativ hohen Tagesschwankungen allmählich gesenkt, bis sie konstant 6,0 ± 1° blieb. *Das Ergebnis zeigt Abb. 6.*

Die kritische Temperatur für den Eintritt des Winterschlafs liegt bei etwa 10° C. Nach Unterschreiten dieser Temperaturgrenze fallen Fledermäuse der Art Myotis myotis trotz täglicher Fütterung in den Winter-

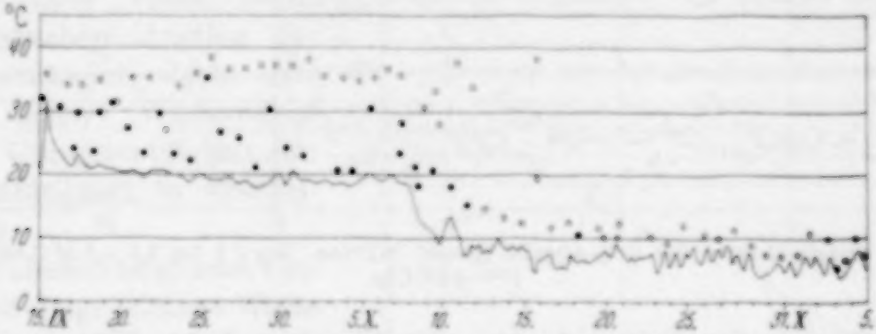


Abb. 5. Körpertemperatur während der Ruhe und Aktivität bei 19,0 ± 1° C und bei Beginn des Winterschlafs (Senkung der Umgebungstemperatur um 10°). Mittelwerte aus 7—8 Einzelmessungen an zehn *M. myotis*. Zeichenerklärung wie in Abb. 4

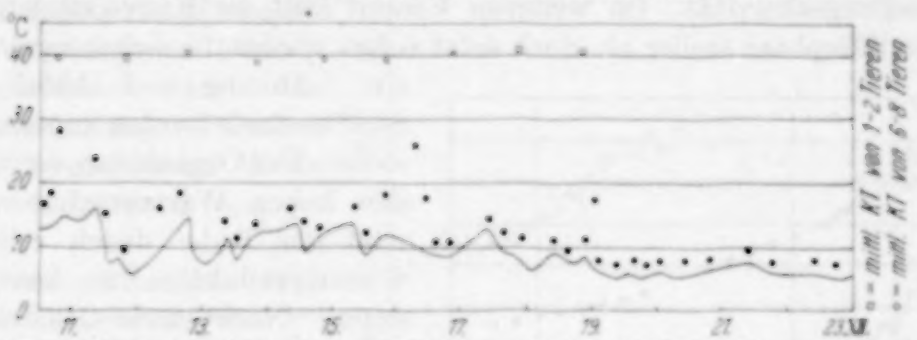


Abb. 6. Kritische Temperatur für den Eintritt des Winterschlafes bei *M. myotis* (bei regelmäßiger Fütterung). ○ Mittlere Körpertemperatur von 6—8 Tieren; □ mittlere Körpertemperatur von 1—2 Tieren; sonst wie Abb. 4

schlaf. Die Körpertemperatur folgt passiv den Schwankungen der Umgebungstemperatur, doch wird ein mittleres Temperaturgefälle von 1,5° zwischen Körper und Umgebung der Tiere aufrechterhalten (Temperaturregulation!).

Die Fortsetzung des natürlichen Winterschlafs unter Laboratoriumsbedingungen gelang bei *14 M. myotis*, die Mitte Januar in einer Höhle gefangen wurden. Die Lufttemperatur in der Höhle betrug 6,5°, die mittlere Körpertemperatur von zehn gemessenen Tieren 7,5°.

Die Temperatur im Klimaschrank betrug bei nur geringen Schwankungen 6° C. Während der ganzen Versuchszeit (bis 2. 3.) habe ich nur wenige Male einzelne Tiere wach angetroffen. Gegen Ende Februar hatten jedoch einige Tiere — wahrscheinlich infolge der erhöhten Aktivität während des Erwachens — ihre Fettreserven verbraucht und starben im Winterschlaf. Der prozentuale Anteil des braunen Fettgewebes am Körpergewicht (20 g) eines gerade gestorbenen Tieres betrug 0,62!, während im Vergleich dazu bei einem mittleren Körpergewicht von 24 g im Sommer der Anteil 2,4% war.

b) Stoffwechsel. Wird eine *M. myotis*, welche längere Zeit bei 22° auf dem Dachboden lebte, einer konstant niederen Temperatur von 5—6° ausgesetzt, so zeigt sich folgender Verlauf der Stoffwechselkurve (s. Abb. 7): Während der ersten Stunden der Kälteeinwirkung bleibt

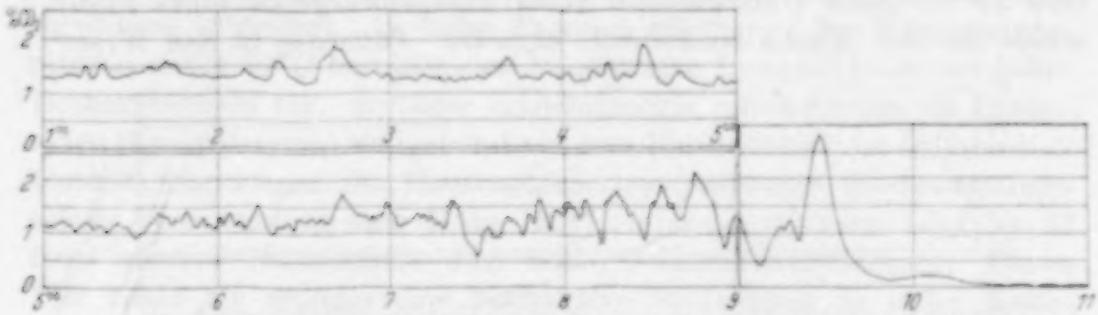


Abb. 7. Originalkurve der CO_2-Abgabe (in rel. %) von *My 1* ♀ bei 3,5 ± 0,5° C am 5. 2. 1^{00}—11^{00} Uhr

der Stoffwechsel auf einem bestimmten Niveau *(mittlere Wärmeproduktion: 665 Cal/kg/24 Std)*. Phasen der Ruhe wechseln mit Phasen hoher Bewegungsaktivität. Im weiteren Verlauf fällt die Kurve nach jeder Aktivitätsphase steiler ab, doch setzt sofort wieder die Gegenregulation ein. Anstieg und Abfall des Stoffwechsels werden zunehmend steiler: Der Organismus versucht, den hohen Wärmeverlust während der Ruhe durch erhöhte Wärmeproduktion zu kompensieren. Nach einem Maximum, welches das *Dreifache* des Ausgangswertes erreicht, fällt der Sauerstoffverbrauch auf ein Minimum. Es erfolgt keine Gegenregulation mehr: das Tier fällt in Lethargie. An den folgenden Tagen werden die Aktivitätsperioden kürzer. Der Stoffwechsel ist entsprechend der hohen Belastung der Temperaturregulation stärkeren Schwankungen unterworfen. Am 3. Tag nach der Kälteeinwirkung fällt der Sauerstoffverbrauch nach nur dreistündiger Aktivität ohne vorherigen erhöhten Anstieg (Erschöpfung). Nach dem kontinuierlichen Abfall der Körpertemperatur (s. Abb. 8) treten längere Respirationspausen zwischen den Atmungsbewegungen des Tieres auf. Bei Vertiefung des Schlafzustandes werden die Pausen länger. Sie können bei einer Umgebungstemperatur von 3,5° C *maximal bis 90 min* dauern. Während jedoch die Verminderung der Atemfrequenz bis zu einer mittleren Pausendauer von 60—70 min

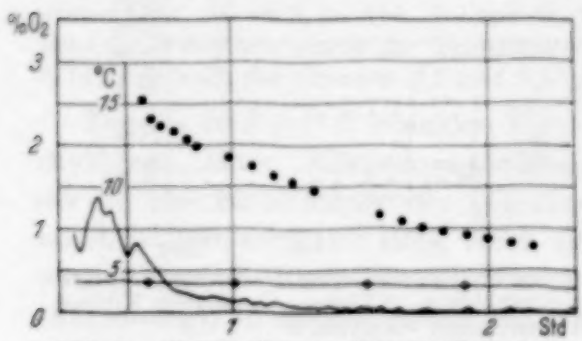


Abb. 8. Originalkurve des O_2-Verbrauchs und Verlauf der Körpertemperatur (NCT-Widerstand im Nacken mit Wundklammer befestigt) von *My S 2* ♀ beim Eintritt in die Lethargie. ● Körpertemperatur; —○—○ Lufttemperatur

kontinuierlich verläuft, wird die Atmung im tiefen Winterschlaf unregelmäßig.

Ein gerade in den Winterschlaf gefallenes Tier (Abb. 9a) zeigt auch in tiefer Lethargie eine deutliche Periodizität der Atmung. Ein anderes Tier (Abb. 9b), welches bereits längere Zeit in einer Höhle im natürlichen Winterschlaf war, zeigt zwar einen leicht periodischen Anstieg der Pausenlängen, doch tritt im tiefen Winterschlaf eine Unregelmäßigkeit der Atemtätigkeit in Erscheinung.

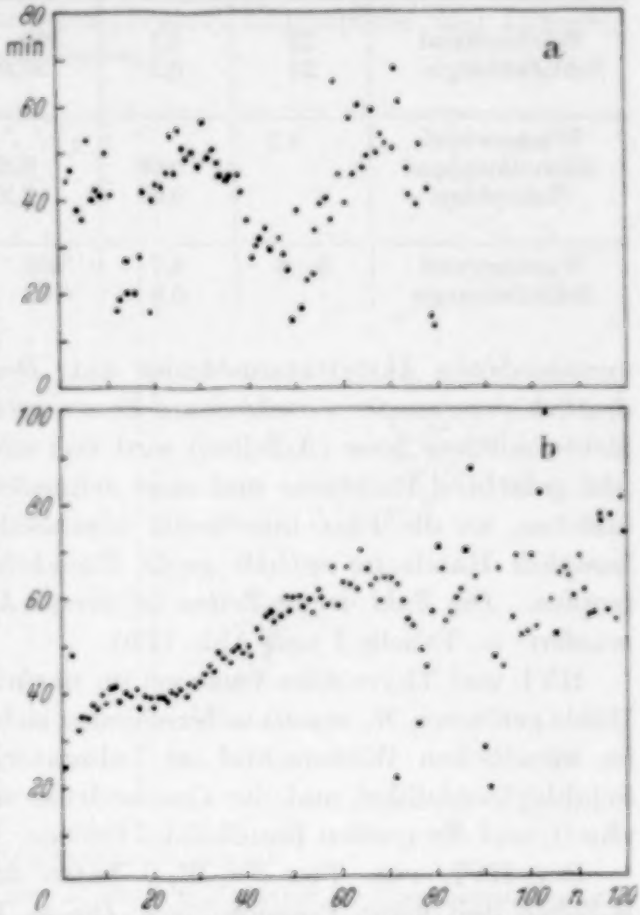


Abb. 9a u. b. Längen der Respirationspausen beim Eintritt und Verlauf des Winterschlafs. a *My* 2 ♀ erstmals im Winterschlaf. b *My S*? ♀ nach längerem natürlichem Winterschlaf. Ordinate: Länge der einzelnen Pausen in Minuten; Abszisse: Anzahl der aufeinanderfolgenden Atempausen •

Tabelle 3 zeigt zum Vergleich einige mittlere Werte für Sauerstoffverbrauch und Wärmeproduktion sowie den RQ von *M. myotis* in verschiedenen Aktivitätszuständen und bei Kältebelastung. Daneben sind vergleichbare Werte aus der Literatur angegeben.

Beer und Richards (1951) haben für *Eptesicus fuscus* auf Grund von Bestimmungen des Körpergewichts und Fettanteils vor und nach dem Winterschlaf einen mittleren Sauerstoffverbrauch von 0,025—0,03 ml/g/Std errechnet. Dieser Wert stimmt mit dem von Hock (1951) an *Myotis lucifugus* experimentell ermittelten von $0{,}03 \pm 0{,}009$ ml bei 2° C gut überein. Bei 0,5° C erhöhten vier von fünf gemessenen *M. lucifugus* ihren Stoffwechsel im Winterschlaf auf im Durchschnitt 0,113 ml (maximal 0,17, minimal 0,04).

c) Endokrines System und weißes Blutbild. Die Schilddrüsen von drei während der Wintermonate in künstlichen Winterschlaf gebrachten *M. myotis* zeigten übereinstimmend das histologische Bild einer typischen „Winterschlafdrüse"[1]: große Follikel mit gestapeltem Kolloid und flachem Epithel. Auch die HVL dieser Tiere stimmten histologisch überein. Es fiel jedoch ein wichtiger Unterschied zu allen Sommerdrüsen aus

[1] Peiser (1906), Adler (1920, 1926), Kayser u. Aron (1938, 1950).

Tabelle 3. *Mittlere Werte des O_2-Verbrauchs und der Wärmeproduktion von M. myotis in verschiedenen Aktivitätszuständen*
Vergleichswerte von HOCK an *Myotis lucifugus* und KAYSER an *Nyctalus noctula*.

Aktivitätszustand	Raumtemperatur °C	O_2-Verbrauch ml/g/Std	Wärmeproduktion Cal/kg/24 Std	RQ	HOCK (1951) O_2-Verbrauch	KAYSER (1950) Cal
Wachzustand	22	4,1	460	0,71		
Schlafiethargie	21	0,3	32,0		0,39 (20° C)	9,0
Winterschlaf	3,5					
Aktivitätsphase		0,06	6,6	0,74		
Ruhephase		0,02	2,2		0,03 (2° C)	2,59
Wachzustand	5—6	5,7	665	0,84		
Schlafiethargie		0,9	104	0,72		

verschiedenen Aktivitätszuständen auf: *Der ganze Vorderlappen ist in deutlich voneinander verschiedenen Zonen geteilt.* Die stark *azidophil* gefärbte mittlere Zone (A-Zellen) wird von einer breiten, einheitlich *basophil* gefärbten Randzone und einer schmalen, von B- und Y-Zellen gebildeten, an die Pars intermedia anschließenden Zone begrenzt. Die *basophile* Randzone enthält große Pseudofollikel mit großen Kolloidtropfen. *Die Zahl der A-Zellen ist demnach im Winterschlaf stark vermindert*[1] (s. Tabelle 1 und Abb. 11b).

HVL und Thyreoidea von zwei im natürlichen Winterschlaf in einer Höhle getöteten *M. myotis* unterschieden sich nicht wesentlich von denen im künstlichen Winterschlaf im Laboratorium gehaltener Tiere. Die Schilddrüsenfollikel und die Gesamtdrüse waren jedoch kleiner (Atrophie!), und die großen Randfollikel fehlten.

Der HVL von *Tier Nr. W_7 ♀* hatte dagegen stark vakuolisierte B-Zellen und keine Pseudofollikel. Dieses Tier wurde ebenfalls in der Höhle gefangen, hatte aber anschließend seinen Winterschlaf einige Tage im Klimaschrank fortgesetzt.

Ein im normalen Tagesschlaf getötetes Tier (W_8 ♀), welches vorher bei $22 \pm 2°$ C keinen Winterschlaf gehalten hatte, besaß eine stark sekretorische Thyreoidea mit hohem, vakuolisiertem Epithel und wenig Kolloid. Die Zellen des HVL waren im gesamten Drüsenlappen granuliert. Die A-Zellen waren auf eine schmale Zone nahe der Pars intermedia beschränkt, doch fanden sich Ausläufer (Zellgruppen) bis weit in den mittleren Bereich. Dort traten gehäuft Y-Zellen auf. Die in großer Zahl gefundenen Pseudofollikel enthielten große, stark gefärbte Kolloidtropfen. Obwohl dieses Tier nicht im Winterschlaf war, besaß es eine

[1] GEMELLI (1906), CUSHING u. GÖTSCH (1915), ADLER (1920), RASMUSSEN (1921), CONINX-GIRARDET (1927), KAYSER u. ARON (1938).

typische Winterdrüse mit stark reduzierter Zahl der A-Zellen und großen Pseudofollikeln (s. Abb. 11c).

Im weißen Blutbild herrschten bei allgemeiner Leukopenie die Neutrophilen (60—80%) im natürlichen Winterschlaf vor. Das im Winter wach gehaltene Tier zeigte im Tagesschlaf bei einer Körpertemperatur von 24,5° (bei 22° Umgebungstemperatur) Eosinophilie und Lymphozytose bei hoher Zahl der Leukozyten.

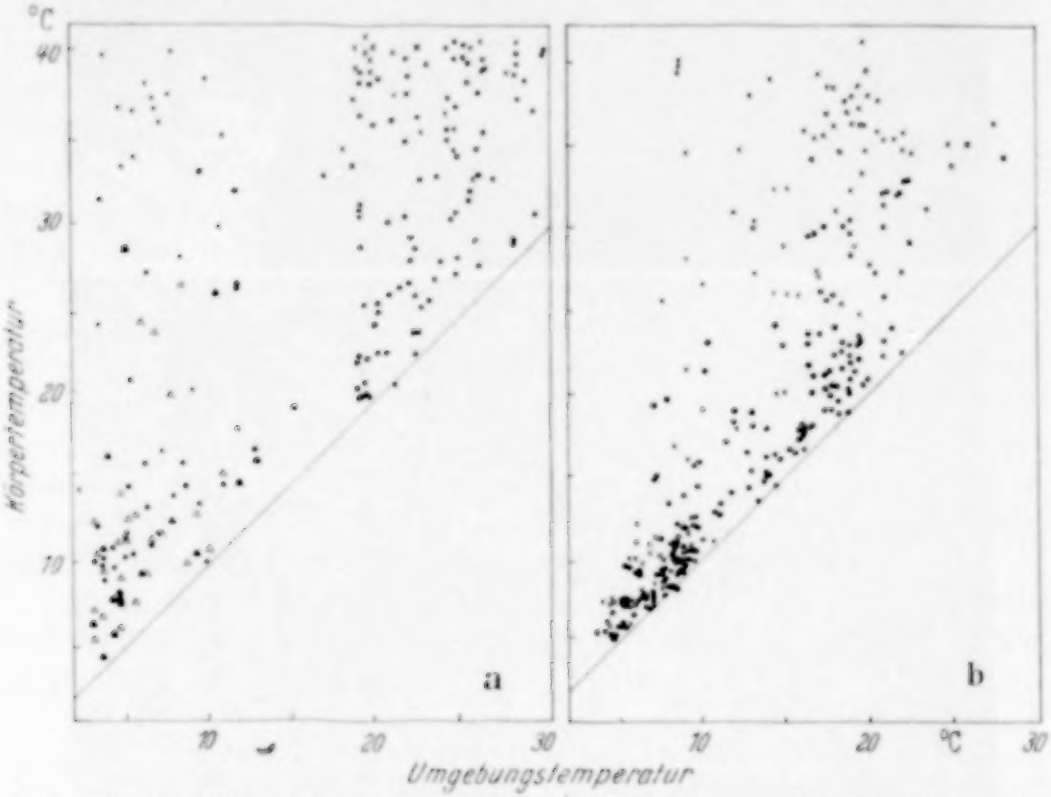


Abb. 10a u. b. Körpertemperatur von *M. myotis* in Funktion zur Umgebungstemperatur a im Sommer, b im Winter. a Mittelwerte aus je 6—8 Einzelmessungen. b Mittelwerte aus je 4—5 Einzelmessungen. ● mittlere Körpertemperatur der Ruheperiode; × mittlere Körpertemperatur der Aktivitätsperiode; ▲ mittlere Körpertemperatur während der Ruhe bei Futterentzug; △ mittlere Körpertemperatur während der Aktivitätsperiode bei Futterentzug

3. Vergleich Sommerlethargie—Winterschlaf. Bestehen nach den bisher gewonnenen Ergebnissen an *M. myotis* prinzipielle Unterschiede im temperaturregulatorischen Verhalten und im Funktionszustand der endokrinen Drüsen in der Sommerlethargie und im natürlichen Winterschlaf? Abb. 10 zeigt die mittleren Meßwerte der Körpertemperatur für Sommer und Winter in Funktion zur Umgebungstemperatur aufgetragen.

Im Winter ist die Beziehung zwischen Körpertemperatur und Umgebungstemperatur im Bereich von 3,5—20° linear. Oberhalb 16° tritt ein größerer Streubereich der Werte auf. Die am Abend kurz vor der normalen Fütterungszeit gemessenen Körpertemperaturen liegen im

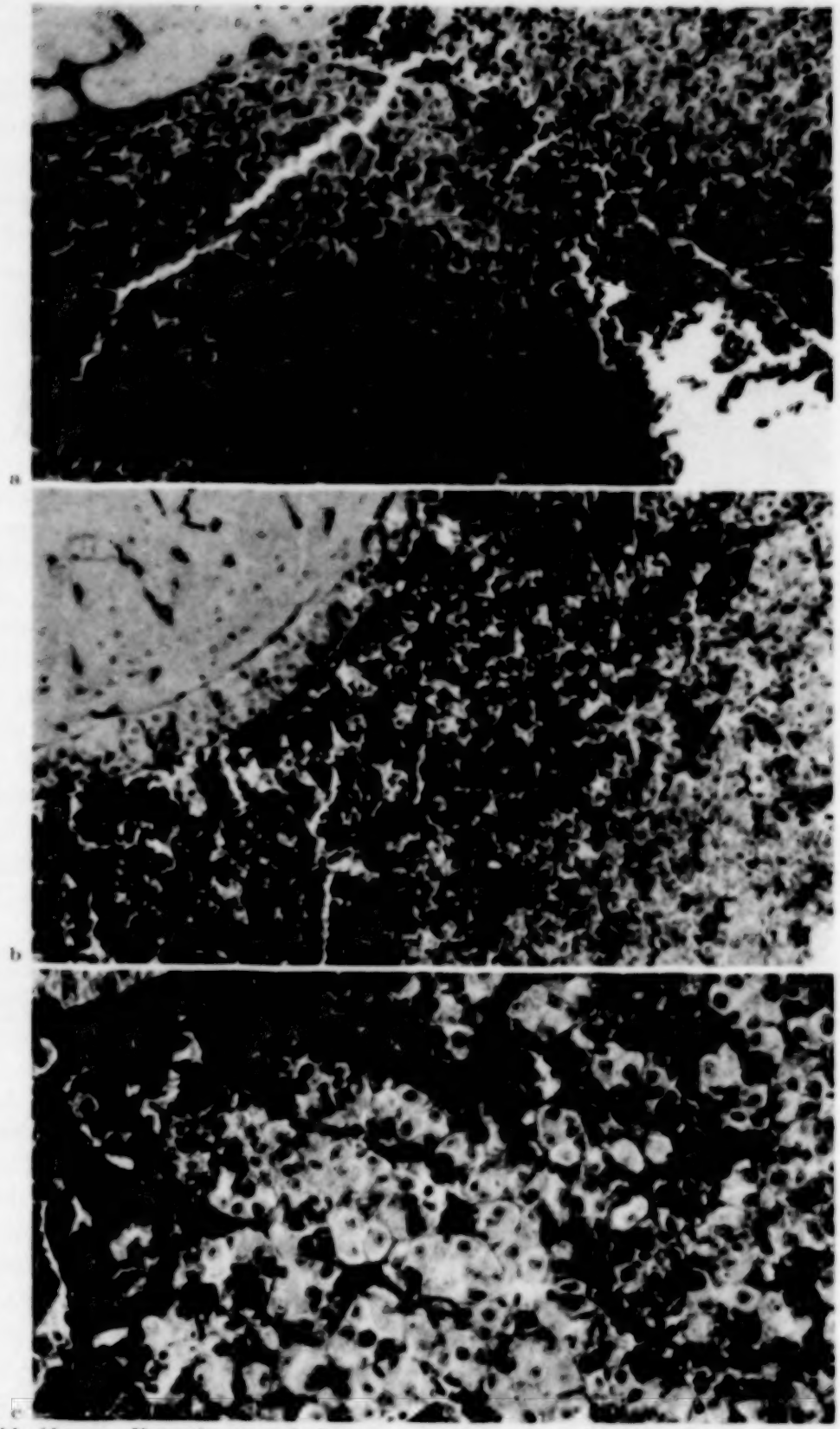


Abb. 11a—c. Hypophysenvorderlappen von *M. myotis* a in tiefer Tagesschlafllethargie im Sommer, b im natürlichen Winterschlaf und c im normalen Tagesschlaf im Winter. Vergr. 280:1

niederen Temperaturbereich um einige Zehntel Grade höher als die während der normalen Ruheperiode der Tiere gemessenen (Durchdringen des Aktivitätsrhythmus!). Oberhalb 16° liegen nahezu alle während der normalen Aktivitätszeit gemessenen Werte im Bereich der Wachtemperaturen (35—40° C).

Im Sommer ist zwar oberhalb 18° (Werte zwischen 13 und 18° fehlen) eine deutliche Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur erkennbar, doch liegen alle während der Ruheperiode gemessenen Werte innerhalb eines großen Streubereichs. Die zwischen Umgebungstemperaturen von 3,5 und 13° gemessenen Körpertemperaturen liegen im Sommer um etwa 2,0° höher als im Winter.

Das Temperaturregulationsvermögen bei Kältebelastung ist demnach bei äußerlich gleichem Erscheinungsbild der Lethargie (Kältelethargie-Winterschlaf) im Sommer und Winter verschieden hoch entwickelt.

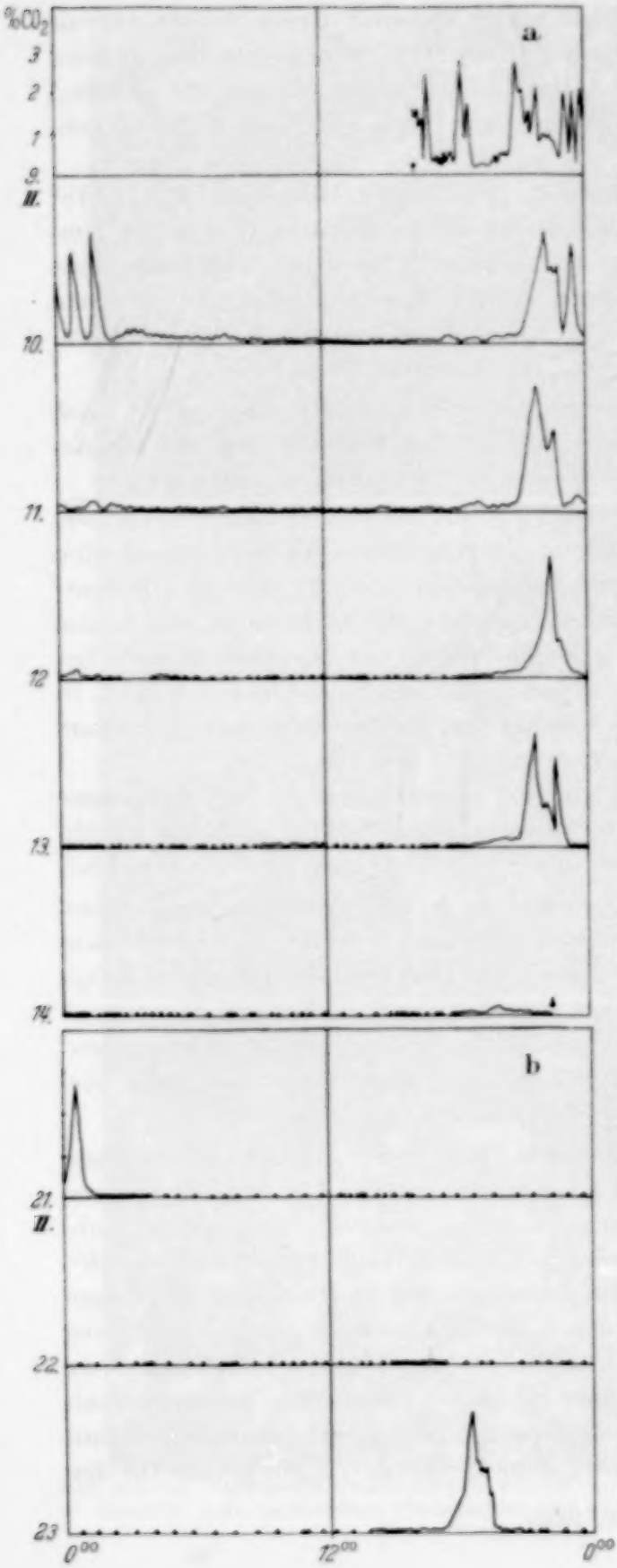
Die histologischen Bilder der HVL von Tieren im Winterschlaf unterscheiden sich deutlich von allen, in verschiedenen Aktivitätszuständen im Sommer erhaltenen Bildern. Die im Winterschlaf erkennbare deutliche Grenze zwischen *azidophilem* und *basophilem* Bereich, verbunden mit einer Verminderung der A-Zellen, wurde im Sommer niemals beobachtet. Die nebenstehende Abb. 11 zeigt vergleichsweise die HVL in tiefer Tagesschlaflethargie im Sommer, im Winterschlaf und von einem winterwachen Tier im Tagesschlaf.

Thyreoidea und Differentialblutbild zeigen dagegen — mit Ausnahme einer Thyreoideaatrophie im natürlichen Winterschlaf — keine signifikanten Unterschiede zwischen sommerlicher Lethargie und Winterschlaf.

Auf Grund der deutlichen Unterschiede im Temperaturregulationsvermögen und am Hypophysenvorderlappen muß — unter Berücksichtigung der übergeordneten Funktion des HVL im endokrinen System und seiner engen Bindungen zum Zwischenhirn („Zwischenhirn-Hypophysensystem" Bargmann) — auch der Winterschlaf der Fledermäuse als eine von zentralen, jahresperiodischen Umstellungen des Organismus bestimmte Erscheinung betrachtet werden (vgl. Kayser 1953).

4. Tagesperiodik des Stoffwechsels. Wie heute erkannt ist, besitzen alle in den gemäßigten Breiten lebenden Fledermäuse, und nach neueren Beobachtungen (Kulzer 1959) auch einige Arten der Tropen und Subtropen, eine deutlich ausgeprägte 24 Std-Ruhe-Aktivitätsperiodik[1]. Dieser liegen wahrscheinlich tagesperiodische Stoffwechseländerungen zugrunde, die wiederum von heute noch unbekannten, inneren Faktoren gesteuert werden („*endogene Komponente der Tagesperiodik*" Aschoff 1955; „*innere Uhr*" Brown 1957; Bünning 1958). Die Aufrechterhaltung ihrer Funktion bei niederen Körpertemperaturen und unter konstanten Umweltbedingungen (keine exogene Zeitgeber!) spielt gerade für den

[1] Eisentraut (1934, 1940, 1956, 1957).



Winterschlaf der Warmblüter und seinen Entwicklungsverlauf eine wichtige Rolle.

Bisher liegen nur Aktivitätsmessungen und Messungen der Körpertemperatur an einigen amerikanischen Fledermausarten vor[1]. In meinen folgenden Untersuchungen habe ich den Sauerstoffverbrauch und die Kohlendioxydproduktion unter konstanten Umweltsbedingungen im Winterschlaf bei *Myotis myotis* und *Barbastella barbastella* als Grundlage zur Bestimmung periodischer Stoffwechseländerungen gemessen.

Insgesamt habe ich *fünf Tiere* der Art *Myotis myotis* und *zwei Tiere* der Art *Barbastella barbastella* während der Monate Februar und März (1960) untersucht. Die beiden Myotis M_1 ♀ und M_2 ♀ wurden im Frühsommer 1959 gefangen. Sie wurden 4 Wochen vor dem Versuch bei $22 \pm 2°$ C auf dem Dachboden gehalten. M_1 ♀ kam am 5. 2. in das Meßgefäß. Der Stoffwechsel wurde bis 9. 2. fortlaufend registriert. Die Temperatur im Klimaschrank blieb konstant $3{,}5 \pm 0{,}5°$ C bei Dauerdunkel. M_2 ♀ wurde vom 9.—14. 2. gemessen, blieb anschließend bis 21. 2. im Klimaschrank und wurde vom 21.—24. 2. wieder gemessen. In der Zwischenzeit war es nicht erwacht.

[1] GRIFFIN u. WELSH (1937), RAWSON (1956, 1960), FOLK (1957), MENAKER (1959).

Abb. 12 a u. b. Stoffwechsel (CO_2-Abgabe) von *My 2* ♀ a vom 9.—14. 2., b vom 21.—23. 2 (Dauerdunkel; $3{,}5 \pm 0{,}5°$ C.) Verkleinerte Originalkurven: Ordinate 1:2, Abszisse 1:12

Am 14. 2. habe ich *drei M. myotis* und *zwei B. barbastella* in einer Höhle während ihres natürlichen Winterschlafs gefangen. Die Tiere wurden sofort in den Klimaschrank gebracht und setzten dort ihren Winterschlaf fort. Stoffwechselbestimmungen hab ich an *My* S_1 ♀ vom 14.—18. 2., an *My* S_2 ♂ vom 24. 2. bis 1. 3. und an *My* S_3 ♂ vom 8.—13. 3. durchgeführt. Die beiden *Barbastella* (♂♂) wurden erst vom 16.—22. 3. bzw. vom 23.—26. 3. gemessen.

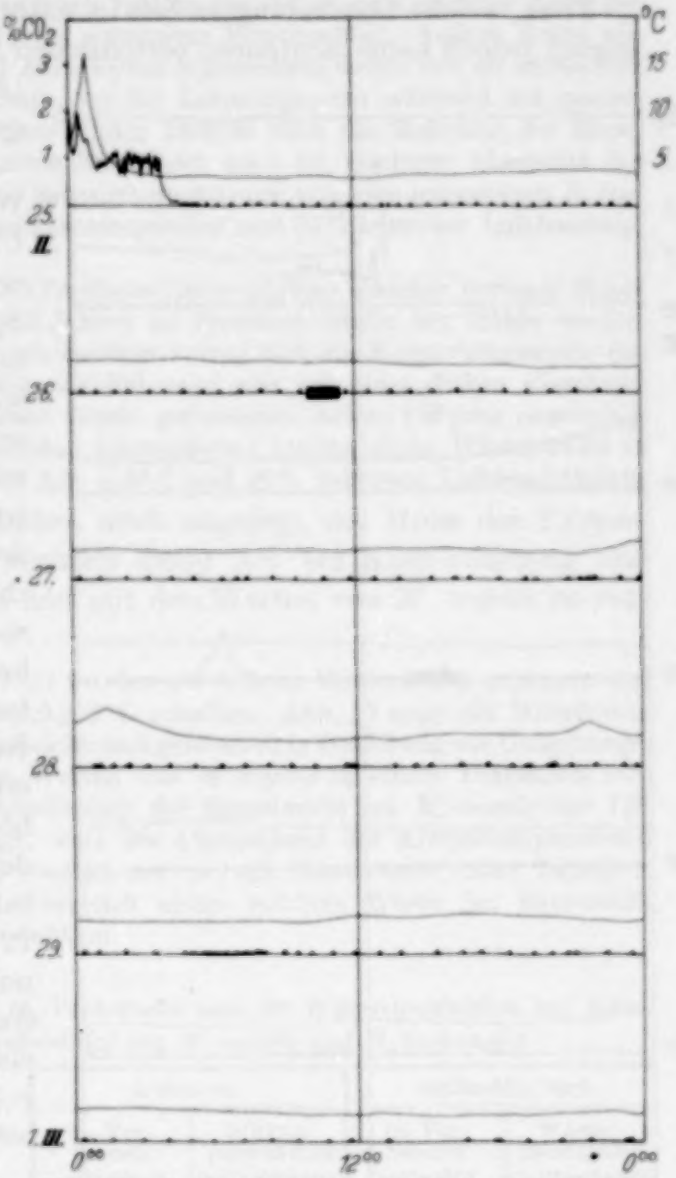


Abb. 13. Stoffwechsel (CO_2-Abgabe) von *My S 2* ♀ vom 25. 2.—1. 3. Verlauf der Temperatur im Atemgefäß eingezeichnet. ▲ Atembewegungen („bursts") im tiefen Winterschlaf

Ergebnisse. Abb. 12 zeigt die von My_2 ♀ erhaltenen Stoffwechselkurven. Nach erstmaliger Kälteeinwirkung tritt zunächst eine erhöhte Belastung der Temperaturregulation bis zum Eintritt der Lethargie in den Nachtstunden ein. Trotzdem der Stoffwechsel in den folgenden Tagen während der Ruheperioden stetig vermindert wird, erwacht das Tier regelmäßig spontan zum Zeitpunkt des Beginns seiner Aktivitätsperiode. Erst am 5. Tag nach der Kälteeinwirkung führt der Stoffwechselanstieg nicht mehr zum Erwachen des Tieres. Selbst nach einer 7tägigen Winterschlafperiode ist der periodische Stoffwechselanstieg am Abend noch zu erkennen (Erhöhung der Atemfrequenz). Am 23. Tag erwachte das Tier wiederum spontan aus dem Winterschlaf. Eine geringe Phasenverschiebung deutet auf endogene Steuerung der Atmung (*„innere Uhr"*).

My_1 ♀ zeigte einen ähnlichen Verlauf der Stoffwechselkurve, doch führte bei diesem Tier bereits am dritten Tag nach der Kälteeinwirkung

der periodische Stoffwechselanstieg nicht mehr zum Erwachen (individuelle Unterschiede!).

Tiere, welche bereits längere Zeit im natürlichen Winterschlaf waren, zeigten jedoch keine sichtbaren periodischen Stoffwechselveränderungen (Änderungen der Atemfrequenz) mehr (Abb. 13).

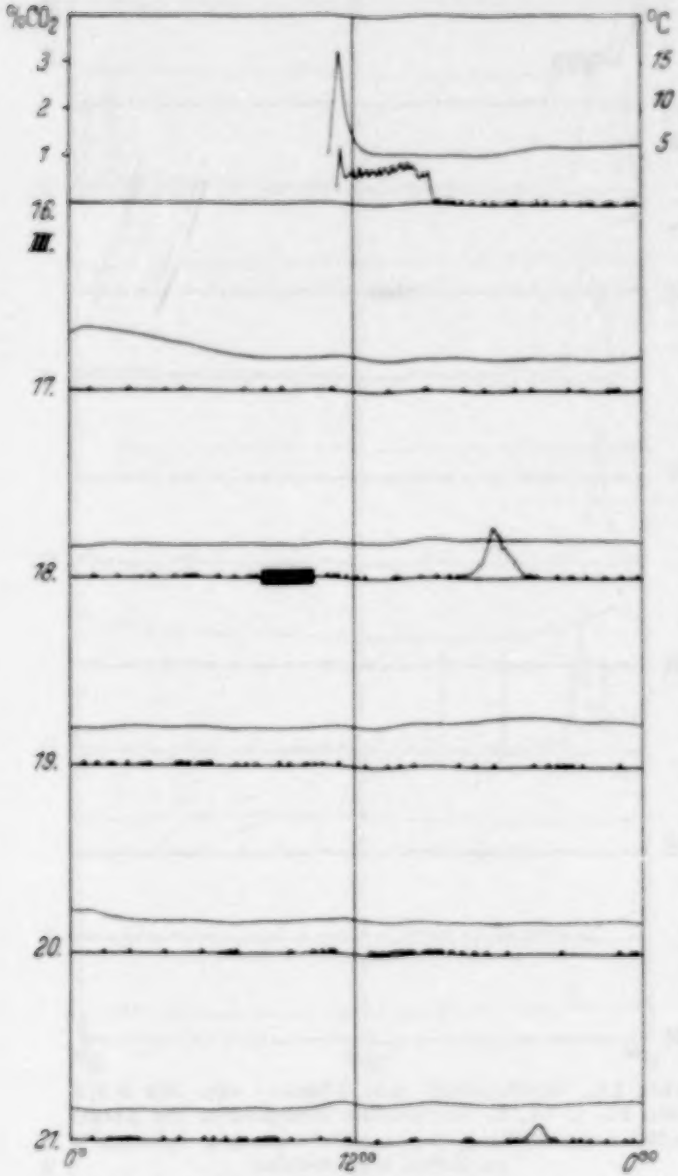


Abb. 14. Stoffwechsel (CO_2-Abgabe) von *B. barbastella* (*Ba 1* ♂) vom 16.—21. 3. Verlauf der Lufttemperatur im Atemgefäß eingezeichnet. Verkleinerte Originalkurve

Einen Hinweis für ein Weiterlaufen der „*inneren Uhr*" im tiefen Winterschlaf ergab ein Versuch mit *My* S_3 ♂. Dieses Tier wurde ebenfalls im natürlichen Winterschlaf gefangen und hatte anschließend im Klimaschrank 3 Wochen Winterschlaf gehalten. Bei Messung des Stoffwechsels war keine rhythmische Atemtätigkeit mehr zu erkennen. Am 14. 3. habe ich die Raumtemperatur um 11^{00} Uhr (normale Ruheperiode) von 5 auf 20°C erhöht. Entsprechend dieser höheren Temperatur stieg der Stoffwechsel des Tieres, es erwachte jedoch erst gegen 22^{00} Uhr während seiner normalen Aktivitätsperiode. Am folgenden Tage trat mit einer Phasenverschiebung von etwa 2 Std der Stoffwechselanstieg früher ein.

5. Vergleich *Myotis myotis* — *Barbastella barbastella*. Bei Beobachtungen an Überwinterungsplätzen der Fledermäuse in Höhlen der Schwäbischen Alb und in Slowenien fiel mir auf, daß die Mopsfledermaus (*Barbastella barbastella* SCHREB.) im Gegensatz zu allen anderen beobachteten Arten vorwiegend in den kälteren und trockeneren Höhlenabschnitten überwintert (vgl. EISENTRAUT 1937, 1957).

Im kalten Winter 1958/59 habe ich bei einer größeren Kolonie am 9. 2. — *0,5° C* am Winterschlafplatz gemessen, während die Außentemperatur 0,5° betrug. Einzelne Tiere der Kolonie waren schon beim ersten Betreten der Höhle wach und flogen sofort weg. In derselben Höhle hielten bei *—1,2°* zwei einzelne Tiere der Arten *Plecotus auritus* und *Myotis mystacinus* Winterschlaf. Andere Arten wie *Myotis myotis, M. nattereri* und *Rhinolophus hipposideros* waren nur im wärmeren, feuchten Teil der Höhle zu finden, wo die Lufttemperatur während des ganzen Jahres 6—8° C bleibt. Im milden Winter 1959/60 blieb die Mehrzahl der Mopsfledermäuse aus, während einzelne Mausohren auch im vorderen Abschnitt der Höhle Winterschlaf hielten. Die Körpertemperaturen von vier gemessenen *B. barbastella* betrugen bei 4,0° Umgebungstemperatur und 55% relativer Luftfeuchtigkeit *5,2, 5,3, 8,0 und 5,9° C.*

In einer Höhle in Slowenien (Predjame) habe ich eine einzelne beringte Mopsfledermaus (Dulic 1959) nach 2 Jahren an derselben Stelle der Höhle wiedergefunden. Die Lufttemperatur am Fundort betrug 0,5°, die Körpertemperatur des Tieres 5,0° C. Die gegenüberliegende Felswand war mit einer dicken Eisschicht bedeckt. Alle anderen, in dieser Höhle gefundenen Arten *(Myotis capaccinii, Miniopterus schreibersi, Rhinolophus hipposideros)* hielten ihren Winterschlaf in wärmeren Teilen der Höhle bei 3,5—6,0° C und 90% relativer Luftfeuchtigkeit.

Diese Beobachtungen haben mich angeregt, die Höhe der Körpertemperatur und des Stoffwechsels dieser Art bei Kältebelastung und im Winterschlaf zu messen und mit den Werten von *M. myotis* zu vergleichen.

Vier B. barbastella (3 ♂♂, 1 ♀) wurden am 9. 2. im Winterschlaf gefangen und bis 2. 3. im Klimaschrank bei 5,0 ± 2° C gehalten. Abb. 15 zeigt die Mittelwerte der Körpertemperaturen (thermoelektrisch gemessen) in Beziehung zur Umgebungstemperatur mit vergleichbaren Werten von *M. myotis* in einem Diagramm aufgetragen. Da der gesamte Streubereich der Einzelwerte bei *M. myotis* nur 1,0° (für *B. barbastella* 1,5°) beträgt, tritt der Unterschied der Körpertemperaturen im Winterschlaf in der Höhle deutlich hervor (vgl. Eisentraut 1934; Tabelle 1, S. 232). Tabelle 4 zeigt zum Vergleich einige mittlere Werte des Sauerstoffverbrauchs und der Wärmeproduktion.

Tabelle 4. *Mittlere Werte des O_2-Verbrauchs und der Wärmeproduktion bei Kältebelastung und im Winterschlaf von M. myotis und B. barbastella*

Aktivitätszustand	Raumtemperatur °C	*Myotis m.*		*Barbastella barb.*	
		O_2-Verbrauch ml/g/Std	Wärmeproduktion Cal/kg/24 Std	O_2-Verbrauch ml/g/Std	Wärmeproduktion Cal/kg/24 Std
Wachzustand	5,5	5,7	665	13,6	1550
Winterschlaf					
Aktivitätsphase	3,5	0,06	6,6	0,24	27,4
Ruhephase		0,02	2,2	0,04	4,4

Der 2,5fache Stoffumsatz in der Kälte bei einer 7 g schweren *B. barbastella* ist entsprechend der Kleinheit bzw. relativ großen Körperoberfläche dieser Art zu verstehen; dagegen überrascht der ebenfalls um das *Doppelte höhere Sauerstoffverbrauch im tiefen Winterschlaf.* Dieser erlaubt

zwar dem Tier einerseits, eine bestimmte Körpertemperatur gegenüber erhöhter Auskühlung aufrechtzuerhalten, doch muß andererseits infolgedessen der Gesamtenergieverbrauch des Tieres während der ganzen Dauer des Winterschlafs höher sein als der von *M. myotis*.

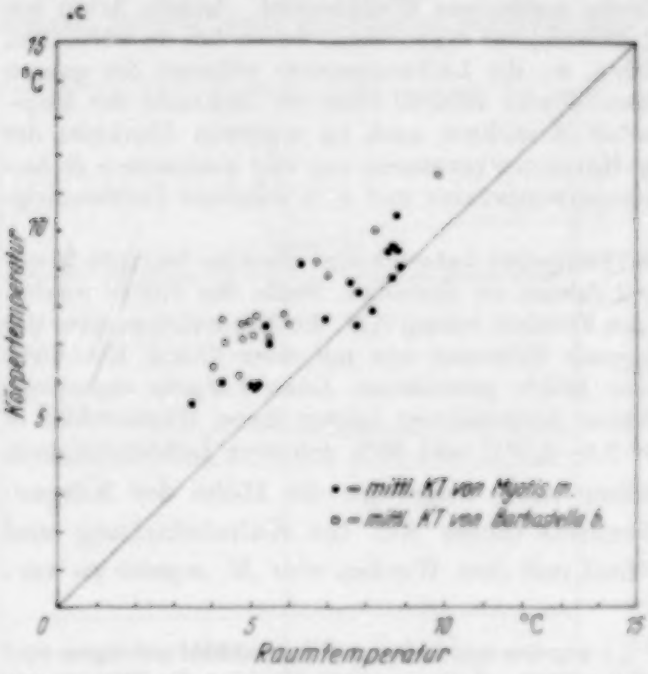


Abb. 15. Vergleich der Körpertemperatur von *M. myotis* und *B. barbastella* in Funktion zur Umgebungstemperatur im Winterschlaf. ● Mittlere Körpertemperatur von *Myotis* (7—8 Einzelmessungen); ○ mittlere Körpertemperatur von *Barbastella* (3—4 Einzelmessungen)

Die Tagesperiodik des Stoffwechsels im tiefen Winterschlaf trat — im Gegensatz zu *M. myotis* — bei den beiden untersuchten *B. barbastella* wieder deutlich hervor (Abb. 14). Die Tiere waren jedoch während ihres Aufenthalts im Klimaschrank mehrmals spontan aus dem Winterschlaf erwacht und wurden erst nach Mitte März, gegen Ende ihrer natürlichen Winterschlafzeit, untersucht. Auffallend waren auch die individuellen Unterschiede, denen wahrscheinlich eine verschieden hohe Winterschlafbereitschaft zugrunde lag *(saisonale Periodik)*. So zeigten z. B. beide Tiere trotz gleichem Körpergewicht Unterschiede der Stoffwechselhöhe und eine verschieden starke Reaktion bei Erhöhung der Raumtemperatur bis über 20° C.

II. Untersuchungen an Glis glis L.

1. Temperaturregulation im Sommer. Es liegen heute viele Beobachtungen vor, nach denen „winterschlafähnliche" Lethargieerscheinungen auch bei anderen Winterschläfern im Sommer, selbst bei relativ hohen Temperaturen (über 20°), auftreten können[1]. Es fehlen aber oft genaue Anhaltspunkte, inwieweit diese Erscheinungen auf einer durch die Gefangenschaft bedingten, zeitlich verschobenen „Winterschlafbereitschaft" (EISENTRAUT 1956) beruhen oder besondere Anpassungen dieser Tiere an augenblickliche Belastungen durch Hunger, Kälte, Trockenheit u. a. sind, die diese Tiere auf Grund ihrer Prädestination zum Winterschlaf

[1] EISENTRAUT (1956), HERTER (1956), BARTHOLOMEW u. CADE (1957), JOHANSEN u. KROG (1959).

zeitweise ohne Schädigung des Organismus überstehen. Außerdem kennt man auch einen jahresperiodisch eintretenden „Sommerschlaf" vieler *Citellus*-Arten[1].

Zur Bestimmung des thermoregulatorischen Verhaltens eines Vertreters der Rodentia während des Ruheschlafs im Sommer wurden sechs Siebenschläfer (*Glis glis* L.) von Mitte Juni bis Mitte September täglich beobachtet und die Körpertemperatur der Tiere axillar gemessen. Beobachtungs- und Meßzeiten lagen in den Morgen- und Vormittagsstunden während der normalen Ruheperiode der Tiere.

Die Aktivitätsperiode dieser nachtaktiven Tiere beginnt nach Ostermann (1956) kurz nach Sonnenuntergang. Die beiden Maxima der Aktivität liegen vor und nach Mitternacht. Meine Tiere verließen regelmäßig nach Einbruch der Dunkelheit ihre Schlafkästen und waren in den frühen Nachtstunden sehr lebhaft. Sie kletterten und sprangen in den Käfigen umher. Während des Tages verließen sie oft in regelmäßigen Abständen zur Kot- und Harnabgabe ihre Kästen.

Tabelle 5 enthält die Ergebnisse der Messungen und Beobachtungen.

Die mittleren Tagesschwankungen der Lufttemperatur in der Umgebung der Käfige sind mit den mittleren Tagesmaxima und -minima für Zeiträume gleichmäßiger Klimabedingungen zusammengefaßt.

Die Beobachtungen waren überraschend. Während der warmen Sommermonate habe ich die Bilche oft lethargisch oder sehr schläfrig in ihren Schlafkästen gefunden. Ihre Körpertemperaturen lagen nur

[1] Ognew (1951), Eisentraut (1956).

Tabelle 5. Körpertemperaturmessungen und Beobachtungen am Siebenschläfer (sechs Glis glis) während der Ruheperiode im Sommer

Zeitraum	Tage	Mittlere Tagestemperaturdifferenz	Mittleres Tagesmaximum	Mittleres Tagesminimum	Zahl der Beobachtungen	Wach	Schläfrig	lethargisch	Zahl der Körpertemperaturmessungen	m Mittlere Körpertemperatur wach	schläfrig	lethargisch
12. 6.—18. 6.	7	11,8	25,1	13,3	30	17	2	11	—	—	—	—
19. 6.—28. 6.	10	12,1	31,3	19,2	15	6	0	9	6	—	—	22,3
29. 6.—2. 7.	4	7,7	22,6	14,9	23	11	0	12	—	—	—	—
3. 7.—25. 7.	23	14,6	33,6	19,0	67	15	25	27	39	35,0	28,1	23,8
26. 7.—28. 8.	34	11,2	28,4	17,2	181	85	35	61	124	35,4	28,4	23,0
29. 8.—17. 9.	20	14,8	27,3	12,5	88	62	5	21	35	35,9	27,8	20,6
18. 9.—27. 9.	10	13,5	26,2	12,7	30	10	7	13	—	—	—	—
12. 6.—27. 9.	108	12,2	27,7	15,5	434	206	74	154	204	35,4	28,1	22,4

wenige Grade über der im Kasten herrschenden Lufttemperatur. Bei Körpertemperaturen von 21—28° C antworteten die Tiere auf Berührung mit Streckbewegungen der Extremitäten und „röchelten"; ihre Augen blieben geschlossen oder halb geöffnet. Bei Körpertemperaturen unter 20° zeigten die Tiere den Klammer- und Harnabgabereflex. Oberhalb 28° reagierten sie beim Öffnen des Kastens mit Knurren und Fauchen sowie gerichteten Abwehrbewegungen. Sie machten jedoch noch einen verschlafenen Eindruck. *Die mittlere Wachtemperatur betrug 35,4°* [nach KAYSER 35,5° (1940)], *die mittlere Schwankungsbreite 3,3°* [nach WYSS 3,0° (1932)].

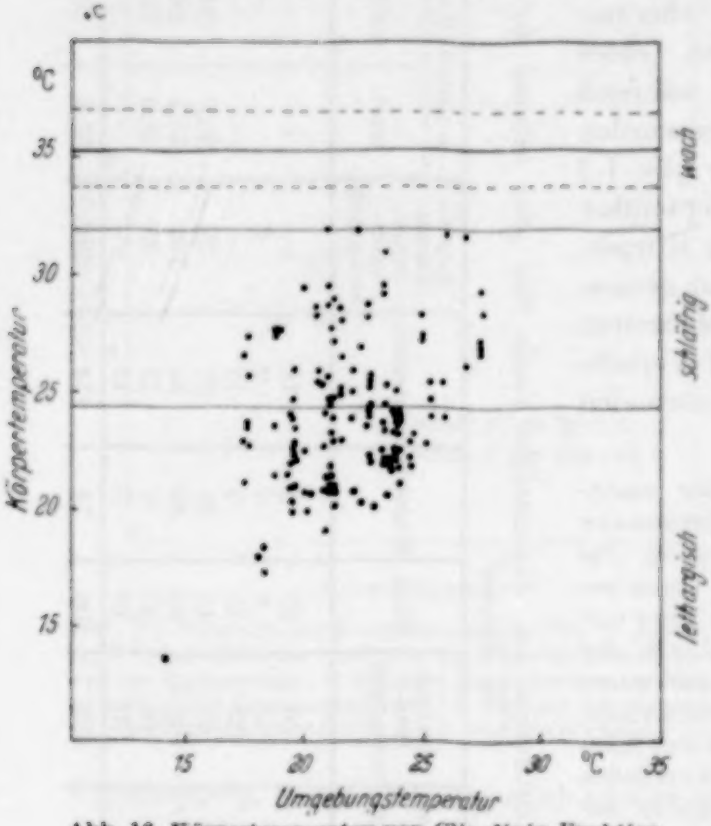


Abb. 16. Körpertemperatur von *Glis glis* in Funktion zur Umgebungstemperatur während des Ruheschlafs im Sommer. Einzelwerte von sechs Bilchen

Unabhängig von der Umgebungstemperatur konnte ich jedoch oft Körpertemperaturen bis 39° C messen (Erregung!). Da der Temperaturausgleich zwischen der Kastentemperatur und der Außentemperatur, ebenso die Angleichung der Körpertemperatur an die Schwankungen der Lufttemperatur allmählich erfolgte, lagen in den späten Morgenstunden die Körpertemperaturen der lethargischen Tiere nur wenig über, einige Male unter der Kastentemperatur (Abb. 16).

Als Ursache dieser sommerlichen Schlaflethargie mußten zunächst drei Möglichkeiten in Betracht gezogen werden:

1. Das Verhalten beruht auf dem unvollkommenen Temperaturregulationsvermögen des Siebenschläfers.

2. Das Verhalten ist allein durch besondere Faktoren der Gefangenschaftshaltung, insbesondere der Ernährung bedingt.

3. Das Verhalten ist Ausdruck einer verlängerten oder zeitlich verschobenen Winterschlafbereitschaft.

Um einen möglichen Einfluß der besonderen Ernährungsbedingungen während der Gefangenschaft auf das temperaturregulatorische Verhalten der Bilche zu erkennen, sind in Tabelle 6 die Anzahl der lethargischen Tiere nach reichlicher Fütterung am Vorabend und die entsprechende

Anzahl nach eintägigem Futterentzug angegeben. Beim Vergleich der Zahlen treten besonders die großen individuellen Unterschiede der Schlafbereitschaft hervor, denen gegenüber der Einfluß des Nahrungsmangels zurücktritt. Die Tiere Nr. 3 ♂ und 4 ♂ haben z. B. im vorausgegangenen Winter keinen Winterschlaf gehalten und sind nur selten in Lethargie angetroffen worden.

Folgendes spricht jedoch für eine Erklärung der beobachteten *Sommerlethargie bei Glis glis als Ausdruck einer durch die Gefangenschaft bedingten, jahresteilich verschobenen inneren Winterschlafbereitschaft:* Die im September gefangenen Jungtiere fielen trotz längerer Kälteeinwirkung erst ab Mitte Januar erstmals in den Winterschlaf. Nach den letzten beobachteten Winterschlafperioden (Ende März) fand ich die

Tabelle 6. *Einfluß der Fütterung auf die sommerliche Schlaflethargie bei Glis glis* (Die Zahlen geben an, wie oft das betreffende Tier lethargisch war.)

	Beobachtungstage	1 ♂	2 ♂	3 ♂	4 ♂	5 ♂	6 ♀
Fütterung am Vortage	18	6	11	7	2	3	8
Keine Fütterung	18	9	12	11	9	11	10

Bilche nach kalten Nächten regelmäßig in tiefer Schlaflethargie. Ihre Körpertemperaturen lagen durchschnittlich 3,0° über der Lufttemperatur. Im Juli, während die täglichen Temperaturschwankungen mit 14,6° ihr erstes Maximum erreichten, fand ich die Tiere bei insgesamt 67 Einzelbeobachtungen 52mal lethargisch oder schläfrig. Im August war dagegen bei geringeren täglichen Schwankungen der Umgebungstemperatur das Verhältnis wacher zu lethargischen Tieren ausgeglichen. In der ersten Septemberhälfte waren die Bilche trotz hoher Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht (14,8°) immer sofort wach. Der ganze Zeitraum vom ersten Auftreten der „Ruheschlaflethargie" bzw. des Winterschlafs bis zum Abklingen der Schlafbereitschaft betrug $6^1/_2$ Monate. Unter natürlichen Bedingungen halten Siebenschläfer ebenfalls 6—8 Monate Winterschlaf (September/Oktober bis April/Mai nach v. Vietinghoff-Riesch 1960).

Die der Winterschlafbereitschaft zugrunde liegenden zentralen Umstellungen haben sich demnach bei den einjährigen Bilchen (möglicherweise unter dem Einfluß der Gefangenschaftshaltung) erst später vollzogen und dauerten, ihrem natürlichen Ablauf entsprechend, bis in den Sommer hinein. Die hohen täglichen Temperaturschwankungen, besonders das nächtliche Absinken der Temperatur weit unter 20°, begünstigten den Eintritt der Lethargie während des Schlafs.

Diese Erklärung wird unterstützt durch im folgenden Sommer an denselben *(zweijährigen)* Siebenschläfern gemachten Beobachtungen.

Obwohl die mittleren Tagesmaxima und -minima der Umgebungstemperatur auf dem Dachboden noch weiter auseinander lagen als im vorangegangenen Sommer, wurden die Bilche niemals, auch nach mehrtägigem Futterentzug!, lethargisch angetroffen. Die Tiere hatten im vorausgegangenen Winter Winterschlaf gehalten.

2. Stoffwechsel im Winterschlaf. Genaue Angaben über Verlauf und Höhe des Stoffwechsels während einer längeren Winterschlafperiode vom Eintritt in den Winterschlaf bis zum natürlichen Erwachen liegen bisher nicht vor. Die Abb. 17 und 19 zeigen den für alle untersuchten Siebenschläfer typischen Entwicklungsverlauf einer fünftägigen Winterschlafperiode auf Grund von Stoffwechselmessungen.

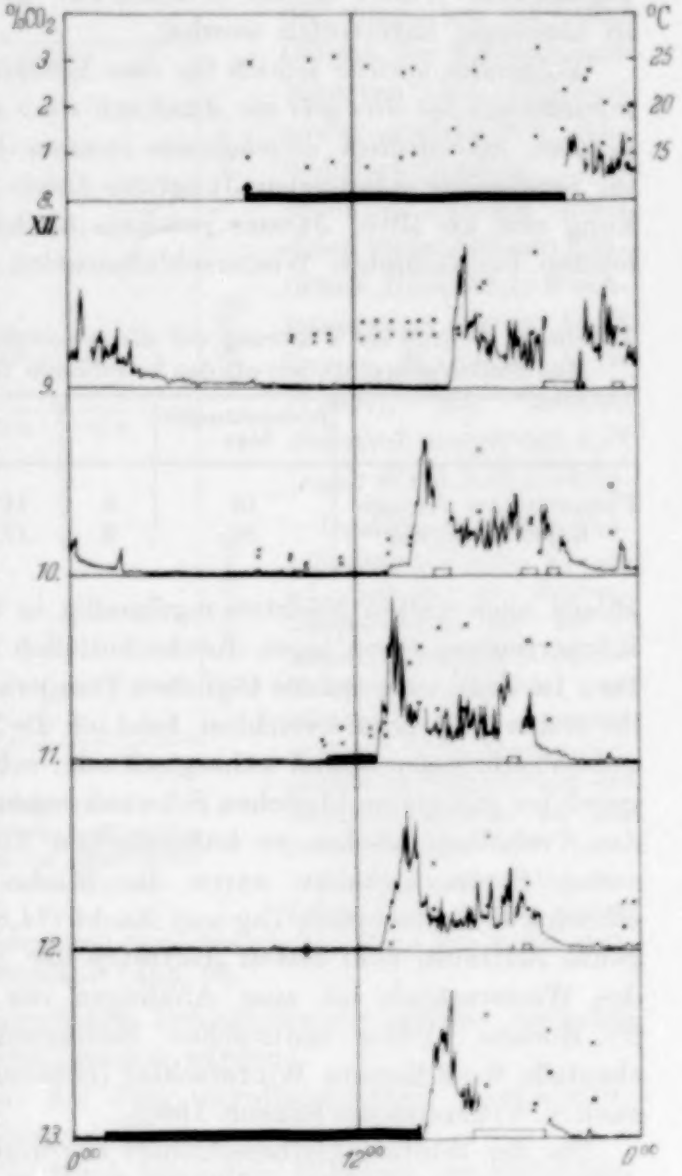


Abb. 17

Bei konstanter Umgebungstemperatur (3,5 ± 0,5° C) sinkt der O_2-Verbrauch (bzw. CO_2-Abgabe) kontinuierlich. Nach ungefähr 8 Std treten erstmals längere Respirationspausen zwischen den Phasen erhöhter Atemtätigkeit auf. Die normale Periodizität der Stoffwechselvorgänge bleibt während des Abfalls erhalten. Bei weiterer Schlafvertiefung werden die Pausen länger. Nach 16 Std treten erhöhte Atembewegungen („bursts") in regelmäßigen Abständen von 10 min auf (Atemrhythmus!). Nach zweitägiger Lethargie wird die Atemtätigkeit zunehmend unregelmäßig. Die Variationsbreite zwischen Maxima und Minima der Pausendauer kann bis zu 55 min betragen bei einer Pausendauer von 5—60 min *(vgl. Ergebnis von M. myotis)*. Das natürliche Erwachen dauert ungefähr 3 Std (vgl. WYSS 1932). Während des allmäh-

lichen Anstiegs des Stoffwechsels ist ebenfalls die Periodizität zu erkennen. Der Anstieg der Körpertemperatur folgt dem Anstieg des Stoffwechsels.

3. Tagesperiodik des Stoffwechsels. Untersuchungen tagesperiodischer Körperfunktionen unter konstanten Umweltbedingungen und bei niederen Körpertemperaturen haben Rawson (1956, 1960) und Folk (1957) durchgeführt. Längere Kälteeinwirkung verlängert die Abstände zwischen den Maxima der Körpertemperatur bei *Citellus tridecimlineatus* (Folk) und die Periodenlänge der motorischen Aktivität bei der Maus (Rawson). Folk (1957) konnte erstmals sechs tagesperiodische Körperfunktionen bei *Mesocircetus auratus* getrennt darstellen und ihr Fortbestehen bei 5° C und Dauerdunkel nachweisen.

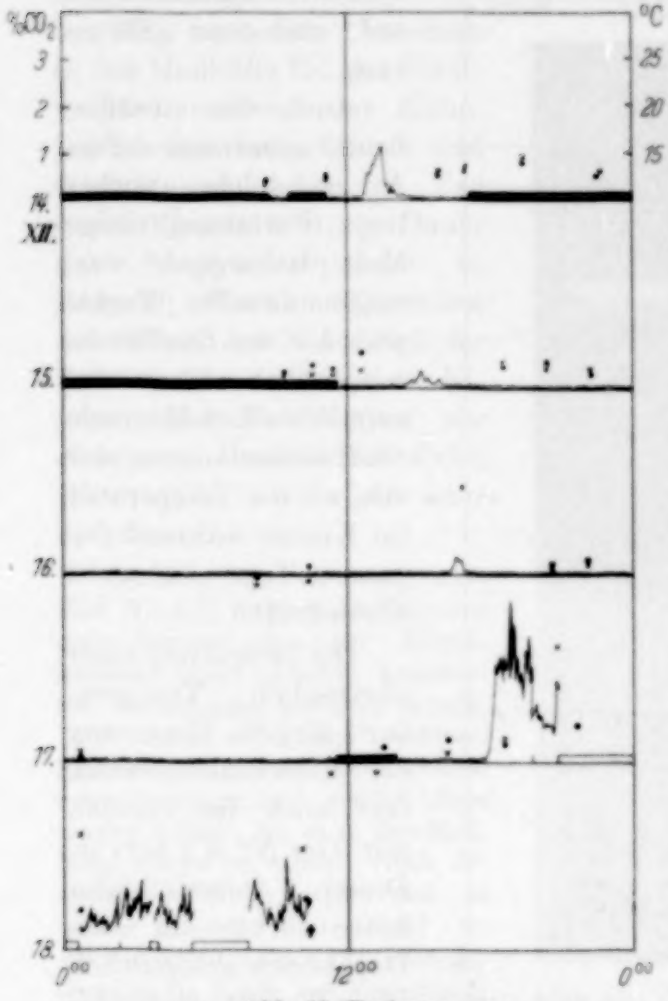


Abb. 17 (Fortsetzung)

Abb. 17. Stoffwechsel von *Glis glis* ♂ vom 8.—18. 12. bei natürlichen Licht- und Klimabedingungen. ● Lufttemperatur im Meßkasten; × Hauttemperatur; helle Balken: das Tier hat den Meßkasten verlassen; dunkle Balken: keine Messung. Verkleinerte Originalkurven (Ordinate 1:2; Abszisse 1:12)

Für meine im folgenden dargestellten Untersuchungen wurde ein Doppelkäfig mit zwei Siebenschläfern unter einem halboffenen Schrägfenster angebracht. Die Tiere waren durch eine Blechwand voneinander getrennt. *Nr. 3* ♂ hatte den verkleideten Meßkasten als Unterschlupf, *Nr. 1* ♂ nur einen einfachen Holzkasten. *Nr. 3* wurde nicht mehr gefüttert. Das Ergebnis der Stoffwechselmessungen von *Nr. 3* zeigt Abb. 17. Da das Tier jedoch dem natürlichen Licht- und Temperaturwechsel ausgesetzt war, können exogene Faktoren *(Zeitgeber)* nicht ausgeschlossen werden.

Ergebnisse. Im Kurvenverlauf des Stoffwechsels tritt eine deutliche Tagesperiodik hervor. Nach allmählichem Abfall der CO_2-Abgabe während der Morgen- bzw. Nachtstunden steigt diese jeweils spontan zu Beginn der Aktivitätsperiode an. Die Verlängerung der Ruheperioden (tiefe Schlaflethargie) bzw. Verkürzung der Aktivitätsperioden führt schließlich zu einem dreitägigen, ununterbrochenen Winterschlaf. Die

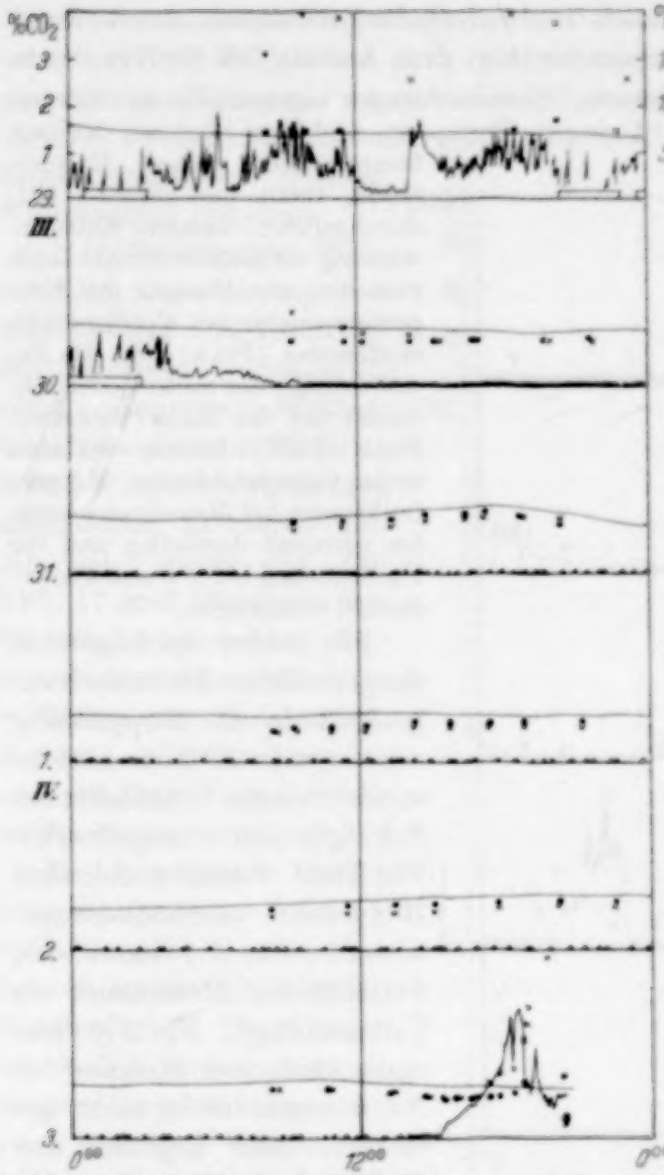


Abb. 18. Stoffwechsel von *Glis glis 1* ♂ vom 29. 3.—3. 4. bei konstanten Licht- und Temperaturbedingungen (Dauerdunkel, 5,0 ± 1°C). Zeichenerklärung wie in Abb. 17

Stoffwechselperiodik bleibt jedoch deutlich erkennbar. Die Änderungen der Phasenlage weisen möglicherweise auf endogene Steuerung.

Auch das anschließend gemessene *Tier Nr. 1*, welches vorher trotz Fütterung einige Male lethargisch war, zeigte dieselbe Tagesperiodik des Stoffwechsels, doch blieb der zum Erwachen führende Stoffwechselanstieg erst aus, als die Temperatur im Kasten während des ganzen Tages 10⁰ nicht überschritt.

Die Bedeutung einer „kritischen Temperatur" für die Hemmung der Stoffwechselperiodik trat auch im Versuch mit *Tier Nr. 5* ♂ hervor. Dieser Siebenschläfer hatte vorher auf dem Dachboden gelegentlich einige Tage Winterschlaf gehalten.

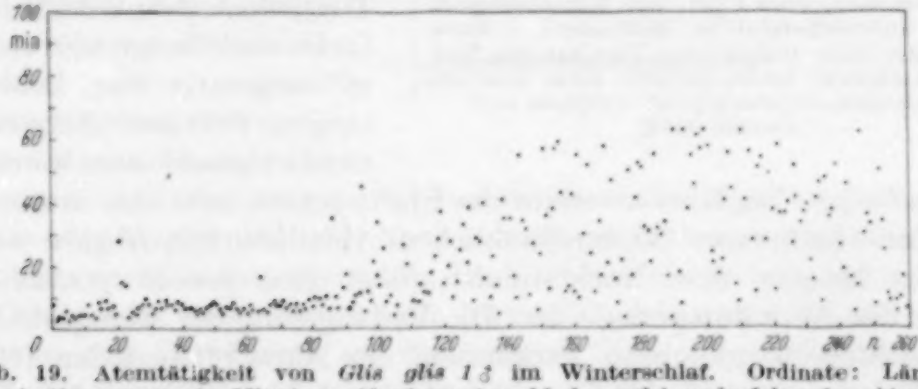


Abb. 19. Atemtätigkeit von *Glis glis 1* ♂ im Winterschlaf. Ordinate: Länge der Respirationspausen in Minuten; Abszisse: Anzahl der aufeinanderfolgenden Atempausen

In den folgenden Versuchen wurden die Tiere unter konstanten Bedingungen (*Temperatur 3,5 ± 0,5° C, Dauerdunkel; Abschirmung von Geräuschen*) im Klimaschrank untersucht (Abb. 20).

Tier Nr. 1 ♂ (Abb. 18) wurde vor dem Versuch 3 Tage in einer Klimakammer bei 6,0 ± 1° und Dauerdunkel gehalten. Bereits am zweiten Tag nach dem Umsetzen in den Meßkäfig fiel der Stoffwechsel während der Ruheperiode kontinuierlich ab und erreichte am folgenden Tag seinen Minimalwert (vgl. Dauer der Respirationspausen in Abb. 19). Bis zum Erwachen des Tieres am 3. 4. blieb der Stoffumsatz auf diesem Niveau. *Ein Fortbestehen der sichtbaren Periodik im tiefen Winterschlaf war nicht mehr zu erkennen.*

Dasselbe Ergebnis zeigte auch *Tier Nr. 4 ♂*, welches 18 Tage vor dem Versuch in einer Klimakammer unter gleichen konstanten Bedingungen gehalten wurde. Dort hatte es 5 Tage ununterbrochen Winterschlaf gehalten, erwachte kurz und schlief dann wieder 4 Tage, bis es in den Meßkäfig umgesetzt wurde. Nach 22-stündiger Wachperiode fiel es wieder in den Winterschlaf, erwachte jedoch nach 4 Tagen wieder spontan im Laufe des Vormittags (Gesamtdauer des Erwachensprozesses: 4—5 Std).

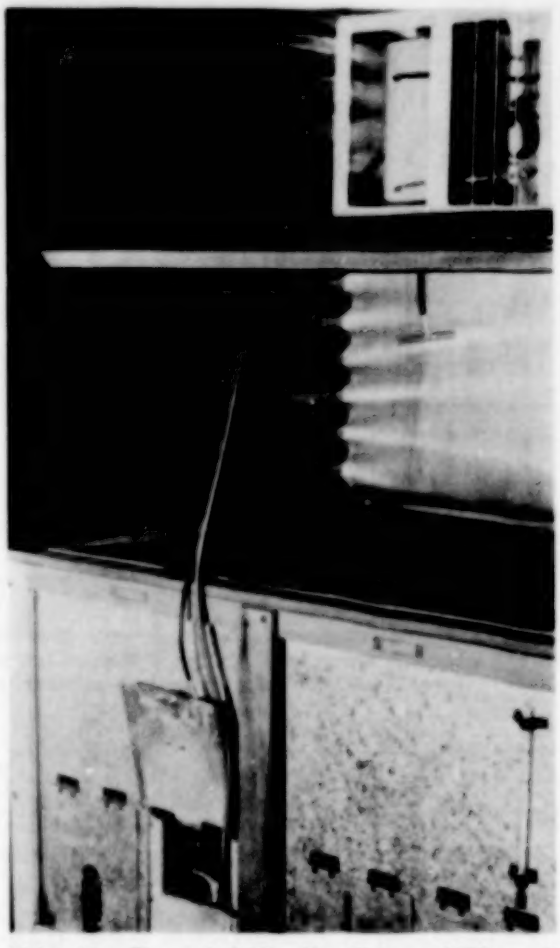


Abb. 20. Versuchskäfig für Siebenschläfer mit Meßkasten im Klimaschrank

Nach dem Abschluß der Stoffwechseluntersuchungen wurden drei Bilche (*Nr. 3 ♂, 4 ♂ und 6 ♀*) bis Mitte Juni in einer Klimakammer bei 6,0 ± 1° C und Dauerdunkel gehalten. Die Tiere wurden in regelmäßigen Abständen gefüttert.

Alle drei Bilche haben bis in den Frühsommer mit kurzen Unterbrechungen Winterschlaf gehalten. Sie erwachten meist in regelmäßigen Abständen von 17—18 Tagen.

Nr. 3 und 6 waren nach Beendigung des Versuchs gerade im Haarwechsel. Vorderkörper und Kopf trugen kurzen, schiefergrauen Winterpelz, die Flanken und der Schwanz deutlich abgesetzt lange, bräunlich gefärbte Sommerhaare. Nr. 6 wog nach Beendigung des Versuchs 140 g.

Ein weiteres Tier (Nr. 5 ♂), welches ebenfalls unter gleichen Bedingungen gehalten wurde, fiel nicht in den Winterschlaf. Der Bilch magerte schnell ab und starb *(individuelle Unterschiede der Winterschlafbereitschaft)*.

III. Untersuchungen an Mesocricetus auratus WATERH.

1. Temperaturregulation im Sommer. Vom 15.—28. Juli wurden zehn Goldhamster *(4 ♀♀/ 6 ♂♂)* im Alter von 5 Monaten in einer Klimakammer tiefen Temperaturen ausgesetzt. Obwohl die Temperatur allmählich bis auf 2,5° C sank und die Tiere ab 19. 7. nur alle 3 Tage gefüttert wurden, fiel keiner der jungen Hamster in Lethargie. Zwei junge Tiere im Alter von $2^1/_2$ und 5 Monaten, die nach Entzug der Nahrung in einen Starrzustand gefallen waren, konnten nur durch künstliche Erwärmung wiedererweckt werden.

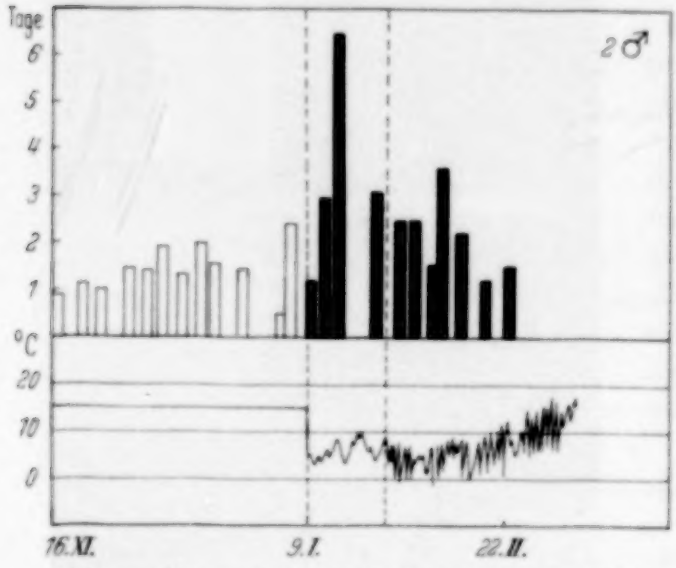


Abb. 21. Länge der Schlafperioden von *Mesocricetus a.* 2 ♂ während der ganzen Winterschlafzeit bei 15,0 ± 1° C und ab 9. 1. bei natürlichen Temperaturschwankungen

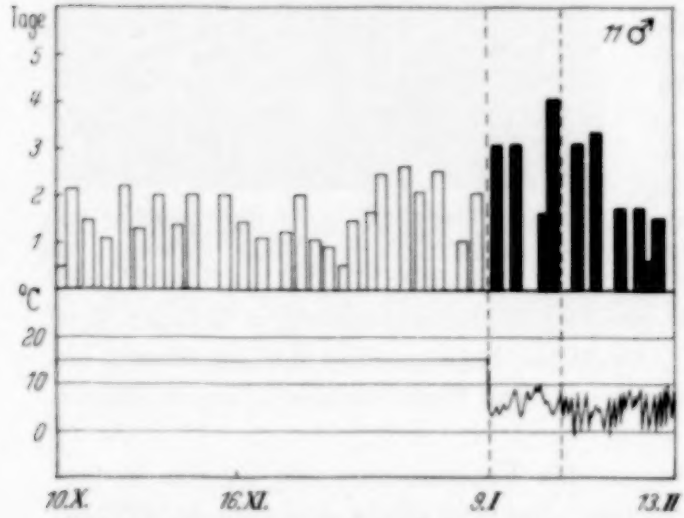


Abb. 22. Länge der Schlafperioden von *Mesocricetus a.* 11 ♂ bei 15,0 ± 1° C und ab 9. 1. bei natürlichen Temperaturschwankungen

Ein 10 Monate alter Goldhamster *(Nr. 1b ♀)*, der bereits von Mitte April bis Mitte Mai bei 6 ± 2° gehalten wurde und während dieser Zeit *fünfmal* 1—3 Tage in tiefer Lethargie war, fiel nach sechstägiger Kälteeinwirkung bei 5° in eine 30stündige Lethargie, danach zweimal in Abständen von 2 Tagen. Unter gleichen Bedingungen fiel ein 24 Monate altes Tier erstmals nach zweitägigem Futterentzug in ein „unphysiologisches" Hungerkoma.

Der Goldhamster ist demnach auch bei starker Kältebelastung und ausreichender Nahrungsaufnahme im Sommer vollkommen homoiotherm (vgl. auch FOLK *1957 und* FARRAND *1959)*.

2. Temperatur und Winterschlafbereitschaft. Die folgenden Versuche zur Bestimmung der Bedeutung der Außentemperatur für die Winterschlafbereitschaft wurden mit zwei Gruppen zu je 10 Goldhamstern durchgeführt.

Die erste Gruppe *(7 ♀♀, 3 ♂♂ im Alter von 9 Tagen bis zu 15 Monaten)* lebte vom 23. September bis zum 9. Januar in einer Klimakammer, deren Temperatur während dieser Zeit konstant 15,0 ± 1° C blieb. Der Licht-Dunkelwechsel entsprach den mittleren Tag-Nachtstunden während dieser Jahreszeit. Die zweite Gruppe *(5 ♀♀, 5 ♂♂ mit gleichen Altersunterschieden)* war vom 23. September bis 25. März nächsten Jahres auf dem Dachboden den natürlichen wechselnden klimatischen Bedingungen ausgesetzt. Sechs weitere, ältere Tiere *(4 ♀♀, 2 ♂♂)* kamen am 16. 10. auf den Dachboden.

Die Tiere der ersten Gruppe wurden am 9. 1. ebenfalls auf den Dachboden umgesetzt. Nahrung war in allen Versuchen reichlich vorhanden.

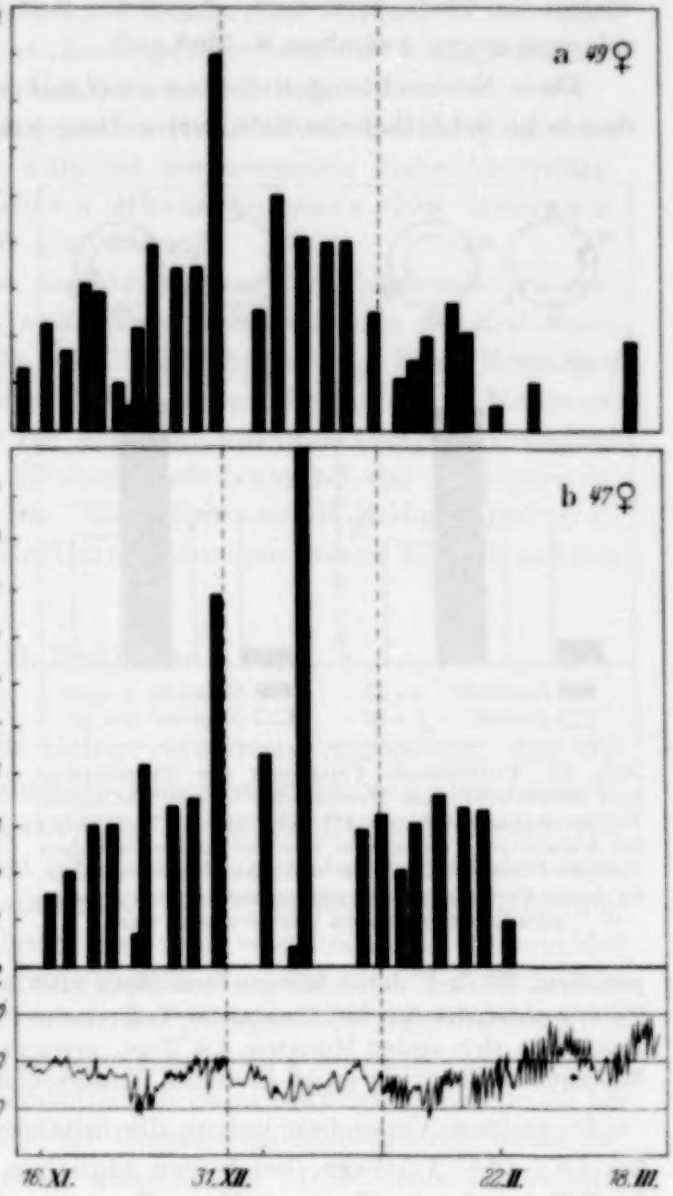


Abb. 23a u. b. Länge der Schlafperioden von *Mesocricetus a.* bei natürlichem Licht- und Temperaturwechsel während der ganzen Winterschlafzeit. a *Nr. 49* ♀. b *Nr. 47* ♀. Darunter der Temperaturverlauf

Ergebnisse. Bei 15,0 ± 1° C fielen drei der zehn Goldhamster regelmäßig in den Winterschlaf (s. Nr. 2 ♂ und 11 ♂ in Abb. 21 und 22). *Nr. 22* ♀ hat im Alter von 3½ Monaten erstmals Winterschlaf gehalten. Auf dem Dachboden waren elf der insgesamt 16 Tiere regelmäßig im Winterschlaf (Abb. 23). Die Mehrzahl der Hamster fiel erst nach längerer Kälteeinwirkung bei nächtlichen Temperaturen um 6° C in den Winterschlaf.

Nr. 16 ♀, welches ab 22. 12. in der Klimakammer (15 ± 1°) keinen Winterschlaf mehr gehalten hatte, wurde nach 6tägiger Kältebelastung wieder im Winterschlaf angetroffen. Nr. 1 b ♀ fiel sofort nach dem Umsetzen bei 2° C erstmals in den Winterschlaf.

Beobachtungen an 13 Tieren im folgenden Winter brachten ähnliche Ergebnisse. In mehreren Fällen fielen Goldhamster bereits bei Umgebungstemperaturen von 16—18° in Lethargie. Drei Tiere, die erst in der zweiten Winterhälfte ihren Winterschlaf begonnen hatten, setzten diesen bis Mitte April fort. Zu dieser Zeit traten tägliche Temperaturschwankungen zwischen 8—26° auf.

Diese Beobachtungen deuten zwar auf eine individuell sehr verschieden hohe Schlafbereitschaft, wenn diese jedoch vorhanden ist, kann der Winterschlaf schon bei Umgebungstemperaturen über 16° eintreten und andauern. *Längere Einwirkung niederer Temperaturen bzw. hoher Tagesschwankungen während der Wintermonate löst bei der Mehrzahl der Goldhamster Winterschlafbereitschaft aus.* Eine kritische Temperatur für den Eintritt der Schlafiethargie kann infolge großer individueller Unterschiede nicht angegeben werden. *Ältere Tiere (über 19 Monate) neigen zu höherer Schlafbereitschaft und längeren Schlafperioden als jüngere.*

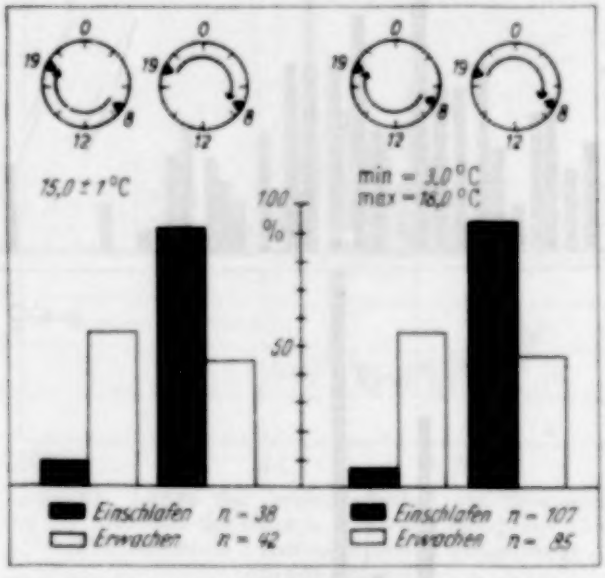


Abb. 24. Prozentuale Verteilung des Einschlafens und Erwachens von *Mesocricetus a.* auf bestimmte Beobachtungszeiträume (8°°—19°° und 19°°—8°° Uhr) bei konstanter Temperatur und bei hohen täglichen Temperaturschwankungen. *n* Anzahl der Zeitpunkte, an denen die Mehrzahl der beobachteten Goldhamster gerade eingeschlafen oder erwacht war

3. Einfluß der Temperatur auf die Länge der Winterschlafperioden. Nach Untersuchungen von FOLK (1957) beträgt die mittlere Dauer der Winterschlafperioden bei konstanter Temperatur (6 ± 2° C) und 8 Std Licht/16 Std Dunkel in den ersten Monaten 1,6 Tage, erreicht im Januar mit 2,7 Tagen ein Maximum und nimmt gegen Ende der Winterschlafzeit wieder ab.

In meinen Versuchen betrug die mittlere Länge der Schlafperioden bei 15 ± 1° C 1,5 Tage, bei hohen täglichen Temperaturschwankungen 2—3 Tage. In der Zeit von Mitte Dezember bis Mitte Januar traten bei allen beobachteten Tieren die längsten Winterschlafperioden auf. Derselbe Zeitraum war durch einen gleichmäßigen niederen Temperaturverlauf gekennzeichnet *(mittlere Temperatur 5° C).* Danach wurden Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht wieder höher; parallel dazu nahm auch die Länge der Schlafperioden wieder ab (s. Abb. 21 bis 23).

Bei den bei 15° gehaltenen Tieren (Abb. 21, 22) blieb die Periodenlänge zwischen 1 und 2,5 Tagen, erhöhte sich jedoch bei Einwirkung tiefer

Temperaturen. Die längste erreichte Winterschlafperiode betrug 11 Tage (*Nr. 47* ♀; Abb. 23 b).

Da die längsten Winterschlafperioden bei allen beobachteten Goldhamstern — unabhängig vom Beginn des Winterschlafs — stets in den Zeitraum eines gleichmäßig niederen Temperaturverlaufs fielen, wird *der bestimmende Einfluß der Außentemperatur auf die Schlaftiefe bzw. Länge der Schlafperioden beim Goldhamster* deutlich.

Eine Analyse der Beobachtungen im Hinblick auf den Zeitpunkt des Einschlafens und Erwachens während der normalen Ruhe-Aktivitätsperiodik der Tiere (vgl. Aschoff u. Meyer-Lohmann 1954, Herter u. Lauterbach 1955, Folk 1957 gibt Abb. 24.

Der Goldhamster schläft — unabhängig von der Temperatur — vorwiegend in den späten Nacht- und frühen Morgenstunden zur Zeit seiner normalen Ruheperiode ein. Ein deutlicher Unterschied beim Erwachen ließ sich nicht finden. Ein hohes Temperaturgefälle mit einem Minimum in den Morgenstunden sowie ein konstant niederer Temperaturverlauf begünstigt den Eintritt des Winterschlafs während der Ruheperiode.

Andere Außenfaktoren wie die *allgemeine Wetterlage* und *UV-Bestrahlung* haben nach meinen Untersuchungen *keinen* Einfluß auf den Winterschlaf.

D. Diskussion

I.

Temperaturregulation. Die bisher verbreitete Auffassung, daß die Fledermäuse „die unvollkommenste Temperaturregelung aller Säuger" (Hensel 1955) besitzen, beziehungsweise ihr Stoffwechsel direkt von der Körpertemperatur abhängt (Hock 1951), muß heute korrigiert werden. Messungen der Körpertemperatur bei verschieden hoher Belastung an *Myotis myotis* Borkh. zeigten, daß zwar eine lineare Beziehung der Körpertemperatur zur Umgebungstemperatur während der Ruhe besteht, die Fledermäuse sind jedoch bei genügendem Nahrungsangebot im Sommer auch bei hoher Temperaturbelastung imstande, ihre Wachtemperatur innerhalb der artspezifischen Schwankungsbreite von 35 bis 40° C (Eisentraut 1934) auch bei Umgebungstemperaturen unter 28° aufrechtzuerhalten. Die deutlich ausgeprägte 24 Std-Ruhe-Aktivitätsperiodik erlaubt ihnen, auch aus tiefer Kältelethargie im Sommer ihre Wachtemperatur spontan zu erreichen.

Die „unvollkommene Homoiothermie" ist kein bloßes Versagen der physikalischen und (oder) chemischen Temperaturregulation bei starker Umweltbelastung, sondern ein bestimmter Entwicklungsgrad des Regelmechanismus (Hensel 1955) der Körpertemperatur zur vollkommenen Homoiothermie. Die Fledermäuse erleiden infolge ihrer relativ großen Körperoberfläche *(geringe Wärmeisolation)*, der besonderen Spezialisierung

ihrer Lebensweise *(Nahrungsaufnahme im Fluge!)* sowie ihrer Verbreitung in extremen Klimazonen während der Ruhe einen hohen Wärmeverlust und können deshalb die für eine vollkommen homoiotherme Regelung ihrer Körpertemperatur notwendige Energiebilanz des Gesamtstoffwechsels nicht aufrechterhalten. *Dauernde Nahrungszufuhr spielt für das Temperaturregulationsvermögen vieler kleiner Warmblüter eine lebensentscheidende Rolle* (vgl. PEARSON 1948, HOWARD 1951, BARTHOLOMEW u. CADE 1957, JOHANSEN u. KROG 1959). Diese Warmblüter sind deshalb bei starker Belastung des Organismus gezwungen, ihren Energieverbrauch während der Ruhe (Schlaf) stark einzuschränken: sie fallen in eine „Ruheschlaflethargie". Eine Vertiefung dieser Lethargie kann im Gegensatz zum Winterschlaf bei diesen Tieren während des ganzen Jahres durch Nahrungsmangel und Kälte zeitweise eintreten.

Die Kältelethargie im Sommer unterscheidet sich deutlich vom eigentlichen Winterschlaf. Dieser wird — *wie bei anderen bekannten Winterschläfern* (EISENTRAUT 1956) — von tiefgreifenden Umwandlungen im Funktionsgeschehen des Organismus bestimmt, welche auch die Temperaturregulation beeinflussen. In den Spätsommer- und Herbstmonaten erfolgte bei *M. myotis* der Anstieg der Körpertemperatur erst mit dem Einsetzen der Aktivität am Abend, desgleichen bei winterwachen Tieren.

Untersuchungen endokriner Drüsen (HVL und Thyreoidea) ergaben deutliche Veränderungen am HVL *(Verminderung der A-Zellen und deutliche Abgrenzung des basophilen vom azidophilen Bereich)* (vgl. für andere Winterschläfer KAYSER 1953). Thyreoidea und Differentialblutbild zeigten dagegen eine Abhängigkeit vom jeweiligen Aktivitäts- und Belastungszustand der Tiere sowie von der Körpertemperatur (RATHS 1953) im Sommer und Winter.

Bei fortschreitender Vertiefung des normalen Ruheschlafs bis zur Tagesschlaflethargie *(bei Körpertemperaturen unter 20° C)* verschiebt sich das Differentialblutbild von einer leichten Lymphopenie bis zur deutlichen Lymphozytose bei hoher Gesamtleukozytenzahl. Dieses Ergebnis deckt sich mit denen von FLEISCHMANN (1934), RATHS (1952 bis 1957) u.a. für den normalen Schlaf und flachen und mitteltiefen Winterschlaf bei *Erinaceus europ., Citellus tridecimlineatus, Muscardinus avellanarius, Cricetus cricetus* und *Mesocricetus auratus*. In tiefer Kältelethargie im Sommer und im natürlichen Winterschlaf habe ich übereinstimmend eine deutliche Neutrophilie bei geringer Leukozytenzahl festgestellt. Gleiche Ergebnisse beschrieben FLEISCHMANN für *C. citellus*, SUOMALAINEN u. KARPPANEN (1956) und BIÖRCK u. Mitarb. (1956) für *Erinaceus europaeus*.

Die Tagesschlaflethargie von *Myotis myotis* wird demnach wie der normale Ruheschlaf in Sinne HOFFs (1952) von einer Vagotonie des neurovegetativen Systems, die Kältelethargie im Sommer und der

natürliche Winterschlaf dagegen durch einen vorwiegend sympathischen Tonus beherrscht.

Eine lineare Beziehung zur Umgebungstemperatur (vgl. HOCK 1951) zeigten in meinen Versuchen nur die im Herbst und Winter gemessenen Körpertemperaturen. Diese liegen im Mittel 1,5° über der die Tiere umgebenden Lufttemperatur. Die während des Sommers gemessenen Werte streuen dagegen in einem großen Bereich. Sie liegen — besonders im niederen Temperaturbereich — mit und ohne Futterentzug um 1,5 bis 2,0° höher als die Winterwerte.

Der große Streubereich der Körpertemperatur erklärt sich durch die Tatsache, daß stets mehrere Tiere (4—10) zusammen gehalten wurden. Die Bedeutung des engen Kontakts der Tiere in den Sommerquartieren für den Wärmehaushalt eines einzelnen Tieres ist bisher wenig hervorgehoben worden. Die spontane Erwärmung eines Tieres kann auf andere, im engen Kontakt mit diesem hängende, stimulierend wirken. Dies gilt gleicherweise für den abendlichen Ausflug einer ganzen Kolonie („*Koloniestimmung*" *bei M. myotis* MISLIN 1942).

Die bemerkenswerten Unterschiede im temperaturregulatorischen Verhalten und den Anforderungen an ein bestimmtes *Mikroklima* am Überwinterungsplatz zweier Fledermausarten der gemäßigten Breiten, *M. myotis* und *B. barbastella*, weisen auf eine große Variabilität innerer und äußerer Anpassungen an klimatische Belastungen der Umwelt bei den Fledermäusen, die man bisher meist als die Säugetiere mit den „primitivsten Temperaturregulationsvermögen" bezeichnet hat (vgl. auch EISENTRAUT 1937, 1957, TWENTE 1955, DULIC 1957, 1959, KULZER 1959). Die nur 7—10 g schweren *B. barbastella* verlassen meist schon im Februar ihre Winterschlafplätze und fliegen auf Insektenjagt! REEDER und COWLES (1951) haben bereits über ähnliche Unterschiede in der Höhe der Körpertemperatur bei zwei nordamerikanischen Arten, *Myotis velifer* und *Macrotus californicus*, berichtet. Während *Myotis velifer* zu Beginn des Winters nach Süden zieht, bleibt *Macrotus californicus* während des ganzen Jahres an ihren kälteren Aufenthaltsorten.

Winterschlaf und Stoffwechselperiodik. Der Eintritt des Winterschlafs ist charakterisiert durch die Hemmung des kompensatorischen Stoffwechselanstiegs nach erhöhter Belastung der Temperaturregulation. Bleibt die Umgebungstemperatur auch während der Aktivitätsperiode unter 10° C *(kritische Grenze)*, so führt der tagesperiodische Stoffwechselanstieg nicht mehr zum Erwachen des Tieres. In den ersten Wochen des Winterschlafs ist eine tagesperiodische Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs bzw. der Atemfrequenz deutlich zu erkennen. Fledermäuse, die bereits längere Zeit im natürlichen Winterschlaf (Höhle) waren, zeigen keine sichtbare Stoffwechselperiodik mehr. Dieses Ergebnis steht im Gegensatz zu denen MENAKERs (1959) über ein Fortbestehen periodischer

Änderungen der Rektaltemperatur von 0,75° C im tiefen Winterschlaf bei *Myotis lucifugus* und *Eptesicus fuscus*.

Es liegen Hinweise vor, daß die den periodischen Stoffwechseländerungen zugrunde liegende „innere Uhr" (BÜNNING) auch bei niederen Körpertemperaturen während des Winterschlafs weiterläuft. Untersuchungen RAWSONS (1956, 1960) und FOLKS (1957) sprechen ebenfalls für einen geringen Einfluß der Temperatur auf die endogene Rhythmik. Es muß jedoch weiteren Versuchen vorbehalten bleiben, diese Fragen zu klären.

Nach dem Absinken des Stoffwechsels beim Beginn der Lethargie treten längere Respirationspausen zwischen den Atmungsbewegungen auf. Nach dem Erreichen eines Minimums der Atemtätigkeit *(Länge der Atempausen: 60—70 min!)* wird die Atmung unregelmäßig, d.h. es treten verschieden lange Pausen auf. Dieses Ergebnis stimmt mit Besonderheiten des Stoffwechsels und Kreislaufs im Winterschlaf überein, die SARAJAS (1954) beim Igel gefunden hat. Der Autor stellte Unregelmäßigkeiten der Länge des R-R-Intervalls (EKG) und der Herzschlagzahl bei Körpertemperaturen zwischen 6,0 und 12,6° C fest, für die er Änderungen des Vagotonus zusammen mit Unregelmäßigkeiten der Atmung verantwortlich macht. LYMAN (1951) führte die Intensivierung der Respirationsrate und Herzfrequenz bei winterschlafenden Goldhamstern und Zieseln auf eine Erhöhung der CO_2-Konzentration des Blutes zurück. Eine Verkürzung der Länge der Respirationspausen beschreibt auch TOMILIN (1957) für die Haselmaus *(Muscardinus avellanarius)*. Den synchronen Verlauf von Herzschlagzahl und Atembewegungen bei niederen Körpertemperaturen haben JOHANSEN und KROG (1959) bei *Sicista betulina* nachgewiesen *(„erhöhte Kreislaufkapazität")*.

BARTHOLOMEW und CADE (1957) konnten an *Perognathus longimembris* („little pocket mouse") bei 20° Körpertemperatur erstmals Atempausen feststellen. Der Abfall der Körpertemperatur von 34 auf 27° C ist nach Angaben der Autoren mit einer erhöhten Aktivität des Tieres verbunden, welche von kurzen Ruhepausen unterbrochen wird. BARTHOLOMEW und CADE vermuten, daß diese Erscheinung durch Vasokonstriktion in den lokomotorischen Muskeln oder eine allgemeine Vasodilatation verursacht wird. (Die Körpertemperatur wurde mit Thermoelementen gemessen, die in die Lumbalregion implantiert waren.) Auf Grund meiner Untersuchungen des Stoffwechsels möchte ich diese Erscheinung als Ausdruck einer erhöhten Aktivierung der Vasomotorik im Sinne der Gegenregulation bei gleichzeitiger zentraler Hemmung der regulatorischen Funktion des Stoffwechsels interpretieren. Das würde bedeuten, daß zwei „Aktivregulatoren" der Temperaturregelung (THAUER 1954), der Stoffwechsel und die Vasomotorik, während der entscheidenden Phase des Übergangs vom Wachzustand (Wachtemperatur) in die Le-

thargie nicht gleichzeitig aktiviert werden. Dies führt während der Ruhe (Restitution) des Tieres infolge des weiteren Absinkens der Körpertemperatur zur vollständigen Hemmung der Gegenregulation (*bei der Birkenmaus* bei *15° C*, JOHANSEN u. KROG *1959*). Als Ursache der zentralen Hemmung des Stoffwechsels können sowohl Ernährungsfaktoren (Erschöpfung), eine jahresperiodisch bedingte Grundumsatzsenkung (KAYSER 1953, KÖNIG 1960) infolge Funktionsänderungen des endokrinen Systems als auch zentralnervöse Faktoren (*zentrale Verstellung des Sollwertes der Körpertemperatur* nach HENSEL 1955) verantwortlich gemacht werden.

II.

Temperaturregulation. Die in meinen Versuchen am Siebenschläfer (*Glis glis* L.) unter natürlichem Licht- und Temperaturwechsel im Sommer beobachtete Tendenz zur Lethargie während des Ruheschlafs ist bisher nicht beschrieben worden. Zwar haben EISENTRAUT (1952) und v. VIETINHOFF-RIESCH (1960) gelegentlich Siebenschläfer an kühlen Sommertagen lethargisch angetroffen, doch konnte König (1960) diese Freilandbeobachtungen nicht bestätigen.

Über die Frage, ob Kälte allein im Sommer einen „winterschlafähnlichen" Lethargiezustand auslösen kann, bestehen heute noch gegensätzliche Ansichten (KAYSER 1954, SUOMALAINEN 1954, EISENTRAUT 1956, HERTER 1956). HESS (1939) konnte jedoch beim Siebenschläfer durch Kälteeinwirkung längere Lethargieperioden im Sommer hervorrufen. In meinen Untersuchungen sprechen sowohl das Verhalten der Bilche vor und nach der Versuchszeit als auch eine individuell verschieden hohe Schlafbereitschaft — unabhängig vom Nahrungsangebot — für eine durch die Gefangenschaft bedingte zeitliche Verschiebung der inneren Winterschlafbereitschaft, die sich unter dem Einfluß hoher täglicher Temperaturschwankungen auch im Sommer durchsetzte.

Winterschlaf und Stoffwechselperiodik. Die Höhe der Außentemperatur und ihr Einfluß auf die Amplitude der endogenen Stoffwechselperiodik bestimmen — wie bei *Myotis myotis* — auch bei *Glis glis* den Eintritt des Winterschlafs. Erst nach Unterschreiten einer kritischen Grenze *(bei 10° C)* werden der Anstieg des Stoffwechsels und das Erreichen der Wachtemperatur zu Beginn der Aktivitätsperiode unterdrückt. Das oftmalige spontane Erwachen der Tiere in den ersten Tagen nach Eintritt des Winterschlafs erfolgte immer während der Aktivitätsphase der Tagesperiodik. In dieser Phase sind die Bilche stark reizempfindlich: Schon geringste Störungen können den Erwachensprozeß auslösen, während in der Ruhepause auch stärkere Reize wie Licht, Geräusche, Erschütterungen u.a. die tiefe Lethargie nicht unterbrechen. Im tiefen Winterschlaf sind tagesperiodische Stoffwechseländerungen nicht mehr

zu erkennen. Auch bei *Glis glis* schwankt die Länge der Respirationspausen im tiefen Winterschlaf zwischen maximal 60 und minimal 5 min. Sauerstoffverbrauch (Atmung) und Körpertemperatur pendeln demnach im tiefen Winterschlaf innerhalb eines bestimmten Bereichs, dessen untere Grenze die kritische Schwelle für das Einsetzen der Gegenregulation darstellt. Das Unterschreiten eines Atmungsminimums (Körpertemperaturminimum) infolge starker peripherer Kälteeinwirkung löst bei allen Winterschläfern erhöhte Atmungs- und Kreislauftätigkeit aus, welche entweder den Stoffwechsel nur erhöht oder den ganzen Erwachensprozeß auslöst. Für alle Winterschläfer, einschließlich der Fledermäuse (HOCK 1951), ist dieser *zweite Bereich der Temperaturregelung* (HENSEL 1955), von WYSS (1932) „*zweite Homoiothermie*" genannt, charakteristisch.

Nach KAYSER (1952) ist es möglich, Siebenschläfer unter Einwirkung konstant tiefer Temperatur, Dauerdunkel und Abschirmung vor Geräuschen bis in den Frühsommer im Zustand der Winterschlafbereitschaft zu halten. Diese Beobachtungen kann ich bei gleichen Versuchsbedingungen bestätigen. Ob diese verlängerte Schlafbereitschaft allein durch die von KÖNIG (1960) beschriebene Wirkung exogener Faktoren *(Dauerdunkel!)* erklärt werden kann, müssen weitere Versuche zeigen. Ich möchte hier auf Untersuchungen von PENGELLY und FISHER (1957) an *Cittellus lateralis* hinweisen. Die Autoren konnten keinen Einfluß einer künstlichen Verkürzung oder Verlängerung der Tageslänge auf den Eintritt des Winterschlafs oder frühzeitiges Erwachen nachweisen.

III.

Die hohe Kälteanpassung und das gute Temperaturregulationsvermögen des Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* WATERH.) stehen im Gegensatz zu denen aller anderen heute bekannten Winterschläfer. Der Goldhamster ist auch während des normalen Ruheschlafs im Sommer — und beim Fehlen der Winterschlafbereitschaft auch im Winter — imstande, seine Körpertemperatur selbst bei starker Kältebelastung innerhalb enger Grenzen konstant zu halten (vgl. FOLK 1957, FARRAND 1959).

Eine jahresperiodisch eintretende Winterschlafbereitschaft bildet die Voraussetzung für den Eintritt des Winterschlafs. Eine genaue Angabe einer kritischen Temperatur ist nicht möglich. Bei einzelnen Tieren kann der Winterschlaf bereits bei Umgebungstemperaturen von 16—18° C eintreten, andere fallen erst bei 3—4° C in Lethargie. Längere Einwirkung tiefer Temperatur im Winter kann die Schlafbereitschaft auslösen.

Die Höhe der Außentemperatur hat einen direkten Einfluß auf die Länge der einzelnen Winterschlafperioden. Im Gegensatz zu den Ergebnissen FOLKS (1957), dessen Versuchstiere bei konstanten Licht- und Temperaturbedingungen niemals länger als 4 Tage ununterbrochen im

Winterschlaf waren, traten bei meinen Tieren unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen Schlafperioden bis *maximal* 11 Tage auf. Übereinstimmend mit den Ergebnissen Folks schliefen die Goldhamster — unabhängig vom Temperaturverlauf — vorzugsweise während der normalen Ruheperiode ein. Die Bevorzugung einer bestimmten Tageszeit für das Erwachen ließ sich nicht sichern.

Die 24 Std-Ruhe-Aktivitätsperiodik und die ihr zugrunde liegende endogene Stoffwechselperiodik spielten wahrscheinlich bei der Entwicklung des Winterschlafzustandes und der Ausprägung des speziellen Winterschlafverhaltens der Hamster („Kurzschläfer") eine wichtige Rolle. Es wäre denkbar, daß die niedere Körpertemperatur — ähnlich wie bei *Myotis myotis* und *Glis glis* — das Niveau der tagesperiodischen Stoffwechseländerungen herabsetzt und die Dauer der Ruheperioden verlängert (vgl. Rawson 1956, Folk 1957, Menaker 1959). Bei den Hamstern könnte möglicherweise die Verlängerung der Ruhephase der Tagesperiodik bei konstant niederer Umgebungstemperatur das Erwachen der Tiere in regelmäßigen Abständen bewirken.

Zusammenfassung

1. Das Temperaturregulationsvermögen von *Myotis myotis* Borkh. ist im Sommer besser entwickelt als im Winter. Die Höhe der Körpertemperatur ist im Sommer unabhängig von der Ruhe-Aktivitätsperiodik.

Während die Tiere im Sommer selbst bei hoher Kältebelastung — *bei täglich ausreichender Nahrungsaufnahme* — zu Beginn ihrer Aktivitätsperiode spontan erwachen, tritt im Winter unter gleichen Bedingungen nach viertägiger Kälteeinwirkung Winterschlaf ein.

Der HVL zeigt deutliche jahresperiodische Veränderungen, hervorgerufen durch eine Verminderung der A-Zellen, besonders im äußeren Bereich der Adenohypophyse im Winter. Die Schilddrüsenfunktion und das Differentialblutbild sind deutlich vom jeweiligen Aktivitäts- bzw. Belastungszustand der Tiere abhängig.

Der Eintritt des Winterschlafs wird durch erhöhte Schlafbereitschaft während der Ruheperiode *(tiefe Tagesschlafiethargie)* bestimmt. Temperaturen unter 10° C verkleinern die Amplitude des Stoffwechselanstiegs zu Beginn der Aktivitätsperiode.

Das Fortbestehen tagesperiodischer Stoffwechseländerungen unter konstanten Umweltbedingungen konnte in den ersten Wochen des Winterschlafs nachgewiesen werden. Nach längerem natürlichem Winterschlaf war keine sichtbare Stoffwechselperiodik mehr zu erkennen. Für ein Weiterbestehen der endogenen Rhythmik *(„inneren Uhr")* im tiefen Winterschlaf liegen Hinweise vor.

Die Länge der Respirationspausen im tiefen Winterschlaf schwankt unregelmäßig zwischen 15 und 90 min.

In der Höhe von Körpertemperatur und Stoffwechsel konnten deutliche Unterschiede bei *Myotis myotis* und *Barbastella barbastella* SCHREB. festgestellt werden.

2. Bei einjährigen Siebenschläfern (*Glis glis* L.) wurden in den Sommermonaten Absinken der Körpertemperatur und Lethargie während des Ruheschlafs beobachtet. Als primäre Ursache wird eine durch die Gefangenschaft bedingte, zeitlich verschobene Winterschlafbereitschaft verantwortlich gemacht.

Stoffwechsel und Atmung beim Eintritt und im Verlauf des Winterschlafs des Siebenschläfers zeigen keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber *Myotis myotis*. Die Länge der Respirationspausen im tiefen Winterschlaf variiert unregelmäßig zwischen 5 und 60 min. Eine Fortdauer der sichtbaren Stoffwechselperiodik konnte nicht festgestellt werden.

Bei konstant niederer Temperatur (6° C) und Dauerdunkel konnte die Winterschlafbereitschaft der Bilche trotz Fütterung bis in den Frühsommer verlängert werden.

3. Eine jahresperiodisch eintretende innere Winterschlafbereitschaft ist die Voraussetzung für den Eintritt des Winterschlafs beim Goldhamster (*Mesocricetus auratus* WATERH.).

Konstant tiefe Temperatur verlängert die Dauer der Winterschlafperioden. Der Eintritt der Lethargie erfolgt während der normalen Ruheperiode, unabhängig von der Temperatur.

Literatur

ADOLPH, E. F.: Response to hypothermia in several species of infant mammals. Amer. J. Physiol. **166**, 75—91 (1951).

ASCHOFF, J.: Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturwissenschaften **41**, 49—56 (1954).

— Exogene und endogene Komponente der 24-Std-Periodik bei Tier und Mensch. Naturwissenschaften **42**, 569—575 (1955).

— Aktivitätsmuste der Tagesperiodik. Naturwissenschaften **44**, 361—367 (1957).

—, u. J. MEYER-LOHMANN: Die 24-Stundenperiodik von Nagern im natürlichen und künstlichen Belichtungswechsel. Z. Tierpsychol. **11**, 476 (1954).

BARTHOLOMEW, G. A., and T. J. CADE: Temperature regulation, hibernation, and aestivation in the „little pocket mouse", *Perognathus longimembris*. J. Mammal. **38**, 60—72 (1957).

— T. R. HOWELL and T. J. CADE: Torpidity in the white-throated swift, Anna hummingbird, and poor-will. Condor **59**, 145—155 (1957); **61**, 180—185 (1959).

BEER, J. R., and A. G. RICHARDS: Hibernation of the „big brown bat" (*Eptesicus fuscus*). J. Mammal. **37**, 31—41 (1956).

BROWN, F. A.: Biological chronometry. Amer. Naturalist **91**, 129—133 (1957).

BÜNNING, E.: Die physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.

DONHOFFER, S., G. SZEGVARI, J. VARGA-NAGY u. J. JARAI: Über die Periodizität der chemischen Wärmeregulation. Pflügers Arch. ges. Physiol. **265**, 97—103 (1957).

DULIC, B.: Influence du microclimat ambiant sur le sommeil hivernal des chéiroptéres dans quelques regions mediterraneennes. XV. Int. Congr. Zool., Sect. X, 1957, p. 22.

Dulic, B.: šišmišima iz nekih pécina slovenije (Über Fledermäuse in einigen Höhlen Sloweniens). Naše Jame L. I., S. 10—17. 1959.

Eisentraut, M.: Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation. Z. Morph. Ökol. Tiere **29**, 231—267 (1934).

— Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. Jena: Gustav Fischer 1956.

— Temperaturschwankungen bei niederen Säugetieren. Z. Säugetierk. **21**, 49—52 (1956/2).

— Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. Jena: Gustav Fischer 1957.

Farrand, R. L.: Cold acclimatization in the golden hamster. State Univ. Iowa Studies in Nat. Hist. **20**, 1—29 (1959).

Fill, W.: Vorläufige Mitteilung über eine Versuchsanordnung zur Messung des Gasstoffwechsels während langer Zeiträume. Zool. Anz. **136**, 170—176 (1941).

Fleischmann, W.: Leukopenie während des Winterschlafs. Pflügers Arch. ges. Physiol. **234**, 489—491 (1934).

Folk jr., G. E.: Twenty-four hour rhythms of mammals in cold environment. Amer. Naturalist **91**, 153—166 (1957).

Greer, M. A.: The role of the hypothalamus in the control of the thyroid function. J. clin. Endocr. **12**, 1259—1268 (1952).

Griffin, D. R., and J. H. Welsh: Activity rhythms in bats under constant external conditions. J. Mammal. **18**, 337—342 (1937).

Hensel, H.: Mensch und warmblütige Tiere. In Precht, Christophersen, Hensel, Temperatur und Leben. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.

Herter, K.: Der Winterschlaf. In Handbuch der Zoologie (gegr. Kükenthal), Bd. 8/4, S. 1—61. 1956.

Hess, W. R.: Die Beziehung zwischen Winterschlaf und Außentemperatur beim Siebenschläfer. Z. vergl. Physiol. **26**, 529—536 (1939).

— Die funktionelle Organisation des vegetativen Nervensystems. Basel 1948.

— Das Zwischenhirn. Basel 1949.

Hock, R. J.: The metabolic rate and body temperature of bats. Biol. Bull. **101**, 289—299 (1951).

Hoff, F.: Klinische Probleme der vegetativen Regulation und Neurophysiologie. Stuttgart 1952.

Howard, W. E.: Relation between low temperature and available food to survival of small rodents. J. Mammal. **32**, 300—312 (1951).

Johansen, K., and J. Krog: Diurnal body temperature variations and hibernation in the birchmouse (*Sicista betulina*). Amer. J. Physiol. **196** (6), 1200—12004 (1959).

Kayser, C.: L'hibernation des mammifères. Ann. Biol. (Paris) **29**, 109—150 (1953).

— Hibernation et hypothermie des mammifères. Acta neuroveg. (Wien) **11**, 38—59 (1954).

Knoll, W.: Das morphologische Blutbild der Säugetiere (III). Z. mikr.-anat. Forsch. **46**, 401—435 (1939).

König, C.: Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers, *Glis glis* L. Z. Morph. Ökol. Tiere **48**, 545—573 (1960).

Kowalski, K.: The daily rhythm of activity in the mouse-eared bat (*Myotis myotis* Borkh.). Folia biol. (Warszawa) **3**, 55—64 (1955). [Polnisch mit engl. Zus.fass.]

Kulzer, E.: Fledermäuse aus Ostafrika. (Über eine Sammlung von Chiropteren aus Kenia und Tanganyika mit ethologischen und ökologischen Beobachtungen). Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **87**, 13—42 (1959).

LOTZ, R. G. A.: Ein Gerät zur Umsatzbestimmung . Z. Naturforsch. **36**, 356—361 (1948).
— Strahlung und Stoffwechsel (III). Z. vergl. Physiol. **32**, 228—247 (1950).
LYMAN, C. P., and P. O. CHATFIELD: Physiology of hibernation in mammals. Physiol. Rev. **35**, 403—425 (1955).
MENAKER, M.: Persistent endogenous rhythms of body temperature in hibernating bats. Diss. Princeton University 1959.
— Endogenous rhythms of body temperature in hibernating bats. Nature (Lond.) **184**, 16. Suppl., 1251—1252 (1959).
MISLIN, H.: Zur Biologie der Chiroptera. 1. Beobachtungen im Sommerquartier der *Myotis myotis* BORKH. Rev. suisse Zool. **49**, 200—206 (1942).
MÜLLER, M., u. H. GIERSBERG: Über den Einfluß der inneren Sekretion auf die tagesperiodische Aktivität der weißen Maus. Z. vergl. Physiol. **40**, 454—472 (1957).
OGNEW, S. I.: Säugetiere und ihre Welt. Moskau 1951 (Berlin 1959).
OSTERMANN, K.: Zur Aktivität heimischer Muriden und Gliriden. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **66**, 355—388 (1956).
PEARSON, O. P.: The rate of metabolism of some small mammals. Ecology **28**, 127—145 (1947).
— Metabolism of small mammals with remarks on the lower limit of mammalian size. Science **108**, 44 (1948).
PENGELLEY, E. T., and K. C. FISHER: Onset and cessation of the hibernation under constant temperature and light in the golden-mantled ground-squirrel *(Citellus lateralis)*. Nature (Lond.) **180**, 1371—1372 (1957).
RATHS, P.: Untersuchungen über die Blutzusammensetzung, ihre Beziehungen zur vegetativen Tonuslage beim Hamster *(Cricetus cricetus)*. Z. Biol. **106**, 109—132 (1953).
— Die Beteiligung endokriner Organe an Belastungsreaktionen des weißen Blutbildes beim Hamster *(Cricetus cricetus)*. Z. Biol. **108**, 300—311 (1956).
— Über die Abhängigkeit der Blutzusammensetzung von der allgemeinen Aktivitätslage beim Hamster. Zool. Anz. **159**, 139—152 (1957).
RAWSON, K. S.: The accuracy of the endogenous activity rhythms of small mammals and their response to low body temperatures. J. cell. comp. Physiol. **48**, 343 (1956).
— Effects of tissue temperature on mammalian activity rhythms. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25** (1960).
REEDER, W. G., and R. B. COWLES: Aspects of thermoregulation in bats. J. Mammal. **32**, 389—403 (1951).
SARAJAS, S.: Observations on the electrocardiographic alterations in the hibernating hedgehog. Acta physiol. scand. **32**, 28—38 (1954).
SCHARF, J. H.: Zwischenhirnabhängige Korrelationen zwischen Hypophysenvorderlappen und Thyreoidea im Dienste der Stoffwechsel- und Wärmeregulation. Acta neuroveg. (Wien) **11**, 100—125 (1954).
SCHOLANDER, P. F.: Evolution of climatic adaptation in homeotherms. Evolution **9**, 15—26 (1955).
SUOMALAINEN, P.: Further investigations on the physiology of hibernation. Sitzungsber. Finn. Akad. Wiss. 1953, S. 131—144 (1954).
—, and T. GRANSTRÖM: Haematological changes in the hibernating golden hamster *(Mesocricetus auratus)*. Exp. Cell. Res. **8** Suppl., 335—338 (1955).
—, u. E. KARPPANEN: Einfluß des Winterschlafes auf das Albumin/Globulin-Verhältnis des Igelserums. Suom. Kemistilehti B 29, 74—75 (1956).
THAUER, R.: Physiologie der Wärmeregulation. Acta neuroveg. (Wien) **11**, 12—37 (1954).

Tomilin, A. G.: Some data on the thermoregulation in *Muscardinus avellanarius*. Change of the respiration character and body temperature during dormancy and acticity. Zool. Ž. **37**, 120—130 (1957). [Russisch mit engl. Zus.fass.]

Twente, J. W.: Some aspects of habitat selection and other behavior of cavern-dwelling bats. Ecology **36**, 706—732 (1955).

Uiberall, H.: Das Problem des Winterschlafs. Pflügers Arch. ges. Physiol. **234**, 78—97 (1934).

Usinger, W.: Respiratorischer Stoffwechsel und Körpertemperatur der weißen Maus in thermoindifferenter Umgebung. Pflügers Arch. ges. Physiol. **264**, 520—535 (1957).

Vietinghoff-Riesch, A. v.: Der Siebenschläfer (*Glis glis* L.) Monographien der Wildsäugetiere XIV, Jena: Gustav Fischer 1960.

Watzka, M.: Physiologische Veränderungen der Schilddrüse. Z. mikr.-anat. Forsch. **36**, 67—86 (1934).

Wolburg, I.: Über die Entwicklung der Temperaturregulation bei Jungsäugern. Zool. Anz. **20** Suppl., 79 (1956).

Wyss, O. A. M.: Winterschlaf und Wärmehaushalt, untersucht am Siebenschläfer (*Myoxus glis*). Pflügers Arch. ges. Physiol. **229**, 599—635 (1932).

Weitere Literatur ist aus den zitierten Arbeiten der Autoren ersichtlich.

Dr. Hermann Pohl, (14b) Tübingen,
Zoophysiologisches Institut der Universität, Hölderlinstr. 12,
z. Z. National Research Council, Division of Applied Biology, Ottawa, Kanada

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 154—192 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

DIE SOZIALE REGULATION DER WASSERSAMMELTÄTIGKEIT IM BIENENSTAAT UND DEREN PHYSIOLOGISCHE GRUNDLAGE*

Von

HERBERT KIECHLE

Mit 20 Textabbildungen

(Eingegangen am 25. August 1961)

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 154

A. Die Bedeutung des sozialen Wasserbedarfes für die Sammeltätigkeit der Einzelbiene 155

1. Wasserbedarf des Volkes und Wasserannahme durch nicht alarmierte Neulinge S. 155. — 2. Honigblasenkonzentration und Wasserannahme S. 159. — 3. Das Verhalten alarmierter Neulinge gegenüber Wasser S. 162 —. 4. Das Verhalten von Zuckerwasser-Sammlerinnen gegenüber Wasser S. 164.

B. Der Einfluß individueller physiologischer Faktoren auf die Tätigkeit der Wassersammlerinnen 165

1. Die Bedeutung des Sammelalters beim Übergang von der Zuckerlösung zum Wasser S. 165. — 2. Die Umstimmung vom Wassersammeln zum Nektarsammeln S. 168.

C. Der Einfluß von Geruchs- und Geschmacksstoffen auf die Wasserannahme 170

1. Die Bevorzugung von Urin durch die Wassersammlerinnen S. 170. — 2. Die Bedeutung der Geruchsstoffe im Urin S. 172. — 3. Die Bedeutung der Geschmacksstoffe im Urin S. 173.

D. Die Wahrnehmung der Luftfeuchte und die Lokalisierung der Hygrorezeptoren 176

1. Über das erste Auffinden der Tränke durch die Bienen S. 176. — 2. Die hygrotaktische Einstellung der Bienen in der Alternativkammer S. 177. — 3. Die Dressur auf Wasserschalen S. 179. — 4. Die Leistungsfähigkeit der Feuchterezeption S. 181. — 5. Die Lokalisation der Hygrorezeptoren S. 184.

Schlußdiskussion 186

Zusammenfassung 189

Literatur 190

Einleitung

Seit langem ist bekannt, daß Bienen neben Nektar und Blütenstaub auch *Wasser* eintragen. Die bisherigen Untersuchungen ergaben, daß die eingetragene Wassermenge sowohl mit Menge und Qualität des gesammelten Nektars, als auch mit dem Bruteinschlag in Zusammenhang steht (CHADWICK 1922, PARK 1923a, RAYMENT 1923, SMALL 1923,

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Lindauer 1954). Die Frage blieb jedoch unbeantwortet, *welche* Bienen das Wasser eintragen. Zeigt sich doch, daß zur gleichen Zeit, wenn an der Tränke ein lebhafter Sammelbetrieb herrscht, Nektarsammlerinnen des *gleichen* Volkes Wasser, ja sogar verdünnte Zuckerlösungen entschieden ablehnen (v. Frisch 1935, Lindauer 1948). Denkbar wäre, daß das Wassersammeln — ähnlich wie Brutpflege und Wächterdienst — altersgebunden ist, wie etwa Gerstung (1926) annimmt: Danach sollen die Bienen zunächst Pollen, dann Nektar eintragen und ganz am Ende ihres Lebens zum Wassersammeln übergehen. Beobachtungen von Rösch (1925), Kunze (1928) und Ribbands (1952, 1953) widerlegten jedoch diese Annahme. Eine Grundfrage ist in diesem Zusammenhang, wie sich eine *Suchbiene* verhält, wenn sie erstmals auf Wasser trifft. Beginnt sie das Wasser zu sammeln? Da eine einzige Sammlerin durch ihre Tänze zahlreiche Neulinge zur Tränke schicken kann (Park 1923b), ist ihre Entscheidung für den Wasserhaushalt des Volkes von größter Bedeutung. Weiter interessiert uns, ob diese Suchbiene zufällig zur Tränke gekommen ist oder die Wasserstelle aktiv aufgesucht hat. Damit verknüpft ist die Frage, wie die Biene überhaupt eine Wasserstelle auffindet. Wird sie auf ihren Suchflügen durch Unterschiede der Luftfeuchte zu einer Tränke geführt; ist es ihr denn überhaupt möglich, solch geringe Feuchtedifferenzen wahrzunehmen, wie dies zum Erkennen der Wasseransammlungen notwendig ist?[1]

A. Die Bedeutung des sozialen Wasserbedarfes für die Sammeltätigkeit der Einzelbiene

1. Wasserbedarf des Volkes und Wasserannahme durch nicht alarmierte Neulinge

An der Tränke, die der Imker vor seinem Bienenstand einrichtet oder an natürlichen, von den Bienen besuchten Wasserstellen, läßt sich leicht feststellen, daß die Zahl der Wassersammlerinnen im Laufe des Jahres mit dem Wasserbedarf stark schwankt; im Frühjahr steigt sie an, erreicht im Mai oder Juni ihren Gipfel und sinkt dann wieder rasch ab (vgl. Lindauer 1954). Ob der im Frühsommer gesteigerte Bedarf der *einzelnen* Biene bekannt ist, läßt sich zunächst noch nicht sagen. Die Sammlerinnen selbst haben ja keinen erhöhten Wasserbedarf; nur Brutammen oder Bienen, die mit der Temperaturregulierung beschäftigt sind, benötigen eine größere Wassermenge. Der Bedarf muß also den Sammlerinnen mitgeteilt werden. Dies kann durch die Heftigkeit erfolgen, mit

[1] Herrn Prof. Dr. M. Lindauer möchte ich für die Überlassung des Themas und seinen wertvollen Rat herzlich danken. Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. K. v. Frisch für die Bereitstellung von Mitteln aus einer Bewilligung der Rockefeller Foundation.

der die Stockbienen den Sammlerinnen die mitgebrachte Wassermenge abnehmen (LINDAUER 1954). Diese Mitteilung kann aber nur an Bienen gegeben werden, *die bereits Wasser sammeln*. Denn wie sollte eine Nektarsammlerin davon Kenntnis haben, wie rasch und stürmisch ihren Stockkolleginnen unter den Wassersammlern das eingetragene Wasser abgenommen wird? Nektarsammlerinnen müßten also ebenso wie Neulinge ohne Information über den augenblicklichen Wasserbedarf sein.

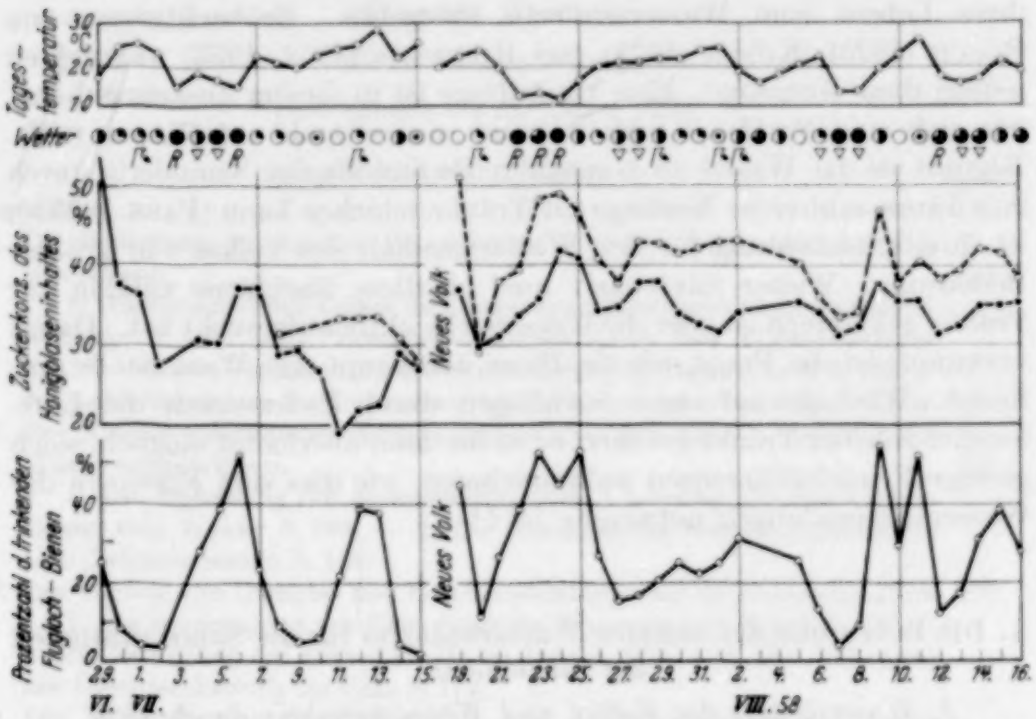


Abb. 1. Verlauf der mittleren Tagestemperatur, der Zuckerkonzentration des Honigblaseninhaltes von Stockbienen (●———●) und Fluglochbienen (○·····○) und der am Flugloch gemessenen Wasserannahme in der Zeit zwischen 29. 6. und 16. 8. 58. Bewölkung und Niederschläge sind durch folgende Symbole dargestellt: ○ wolkenlos, ◌ dunstig, ◴ zu 1/4 bedeckt, ◐ zu 1/2 bedeckt, ◕ zu 3/4 bedeckt, ● völlig bedeckt, *R* Regen, ▽ Schauer, ⌜ Gewitter. Am 19. 7. wurde ein neues Volk eingesetzt

Damit stellt sich die Frage: *Trinken Bienen, die erstmals auf Wasser treffen*, dieses „auf gut Glück" und erfahren dann erst im Stock, ob das Volk überhaupt Wasserbedarf hat? Oder sind sie über den Wasserbedarf bereits informiert, wenn sie zu ihrem ersten Suchflug aufbrechen? Wir wollen versuchen, diese Frage im folgenden zu beantworten.

Es wäre sehr zeitraubend, sich an eine Wasserstelle zu setzen und auf spontane Anflüge von Suchbienen zu warten, da deren Zahl sehr gering ist (ZU ÖTTINGEN-SPIELBERG 1949). Ich habe daher einen anderen Weg gewählt: Der Stock wurde auf einem Flugplatz aufgestellt, wo natürliche Wasserstellen fehlten (Oberwiesenfeld bei München). Hier wurde auf dem Flugbrettchen Wasser geboten. Dabei erwies sich ein mit destilliertem Wasser vollgesogenes Leinenläppchen, das auf einer Glasplatte geboten wurde, als geeignete Tränke.

Mit dieser kleinen Tränke prüfen wir nun, welches Interesse Fluglochbienen, die *zufällig* und *zum erstenmal* auf Wasser stoßen, diesem gegenüber zeigen. Trachtbienen achten kaum auf diese Wasserstelle. Sie hasten vielmehr mit ihren Pollenhöschen oder gefüllten Honigmägen in größter Eile zum Stockeingang oder fliegen beim neuerlichen Ausflug vom Flugloch ohne Verweilen ab. Jene Bienen jedoch, die auf dem Flugbrettchen herumsitzen, kosten zum großen Teil das Wasser und überraschenderweise trinken auch einige! Wir haben hier also die gewünschte Situation: Erstmaliges Auftreffen und Trinken von nicht alarmierten Bienen an einer Wasserstelle. Zur quantitativen Auswertung zählen wir während 10 min, wie oft Bienen in dieser Zeit Wasser kosten und wie oft sie nach dem Kosten (für mindestens 10sec) weitertrinken.

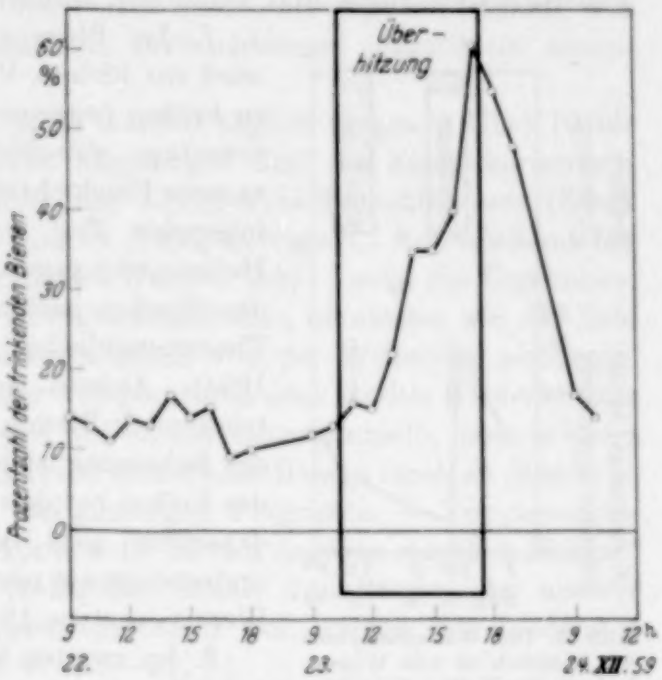


Abb. 2. Wird durch eine künstliche Überhitzung des Stockes der Wasserbedarf des Volkes stark erhöht, so steigt die Prozentzahl der Bienen, die an der Fluglochtränke Wasser annehmen, sprunghaft von 15 auf über 60 % an. Nach dem Ende der Überhitzung sinkt sie ebenso schnell wieder ab

Betrachten wir die so ermittelte prozentuale Wasserannahme bei einem Zweiwabenvolk von Ende Juni bis Mitte August (Abb. 1, unterste Kurve)! Sie ändert sich in auffallender Weise:

1. Bei kühlem und regnerischem Wetter, wenn die Bienen also kaum ausfliegen und weder Wasser noch dünnflüssigen Nektar eintragen können, steigt die Zahl der trinkenden Bienen rasch an (3.—6. 7., 20.—25. 7., 7.—9. 8.). An solchen Tagen nimmt auch der Wasserbedarf zu (LINDAUER 1954).

2. Tritt Wetterbesserung ein, können die Bienen wieder ausfliegen und sammeln, dann sinkt die prozentuale Annahme schnell ab. Der Wasserbedarf wird durch den eingetragenen Nektar voll gedeckt (29. 6. bis 2. 7., 6.—9. 7. 25.—27. 7.).

3. Bei mehrtägigen Hitzeperioden steigt die Prozentzahl wieder an (10.—13. 7, 29. 7.—1. 8., 10.—11. 8.). Jetzt versuchen viele Bienen, durch Verspucken von Wasser und „Rüsselschlagen" einer drohenden Überhitzung zu begegnen (LINDAUER 1954). Für diesen Zweck wird

eine größere Wassermenge benötigt, der Wasserbedarf steigt an. Zwei gänzlich verschiedene äußere Bedingungen — besonders kühles und besonders heißes Wetter — führen also zum gleichen Ergebnis! Die Fluglochbienen trinken eifrig.

Zwei Versuche sollen noch deutlicher zeigen, wie sehr die Wasserannahme der Bienen vom sozialen Bedarf bestimmt wird: Wir überhitzen künstlich den Stock und verfüttern dünnflüssiges Zuckerwasser.

1. Im Bienenraum (RENNER 1955, 1957) wird ein kleines Volk aufgestellt, das kräftig zu brüten begonnen hat. Vom 22. 12. an wird untertags stündlich die Wasserannahme an unserer Fluglochtränke gemessen (Abb. 2). Am folgenden Tag werden ab 10.30 Uhr zwei Heizstrahler gegen die seitlichen Glasscheiben des Stockes gerichtet und so die Bienen zur Thermoregulation gezwungen (LINDAUER 1954). Alsbald steigt die Zahl der *erstmals* trinkenden Bienen stark an. Nach 17 Uhr wird die Beheizung abgebrochen — ein großer Teil des Volkes hat den Stock bereits verlassen —; daraufhin geht die Wasserannahme zurück und erreicht am nächsten Morgen den normalen Wert von etwa 15%.

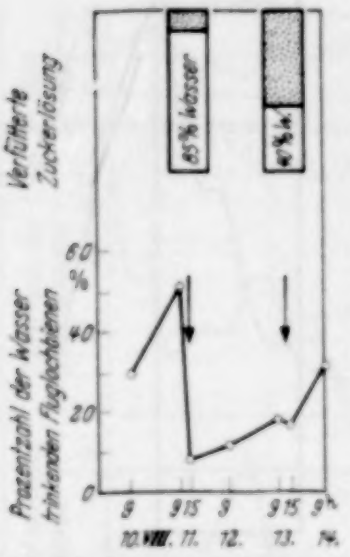


Abb. 3. Die Wasserannahme am Flugloch ist vom Wasserbedarf des Volkes abhängig. Wird durch Verfütterung von verdünntem Zuckerwasser eine große Wassermenge in den Stock gebracht, dann sinkt die Wasserannahme deutlich ab. Die gleiche Menge (100 ml) konzentrierter Zuckerlösung ist dagegen für die Wasserannahme ohne Bedeutung

2. Im zweiten Versuch bieten wir durch ein erhöhtes Nektarangebot einen Wasserüberschuß. Im Anschluß an die Morgenzählung der Wasserannahme erhalten die Bienen 100 ml verdünnten Zuckerwassers. Am Nachmittag wird das Wasser von fast allen Fluglochbienen abgelehnt. Daß dies nicht auf eine Ermüdung durch die Fütterung zurückzuführen ist, zeigt sich, wenn 100 ml konzentrierter Zuckerlösung verfüttert werden: Die nachmittägliche Zahl der trinkenden Bienen bleibt dann unverändert (Abb. 3).

Die Zahl der trinkenden Fluglochbienen steht also in deutlichem Zusammenhang mit dem Wasserbedarf; sie kann direkt zu dessen quantitativer Feststellung benutzt werden. Wir können demnach die eingangs gestellte Frage — zumindest für die Fluglochbienen — bejahen: Wenn eine Biene erstmals auf Wasser trifft, dann entscheidet sie sich für Annahme oder Ablehnung je nach dem Wasserbedarf des Volkes und ohne das spätere Verhalten der Stockbienen bei der Wasserabnahme zu kennen. *Auf welche Weise sind die Bienen vorher über den jeweiligen Wasserbedarf informiert worden?*

2. Honigblasenkonzentration und Wasserannahme

Die Konzentration des Honigblaseninhaltes der Stockbienen ändert sich mit dem Trachtangebot; an Tagen, an denen wegen ungünstiger Witterung Nektar- und Wassersammeln kaum möglich ist, steigt sie sprunghaft an (LINDAUER 1954). Dann nimmt aber auch die Zahl der Wassersammlerinnen zu. Da wir nunmehr mit der oben geschilderten Methode den Wasserbedarf des Volkes quantitativ messen können, war es möglich, die früher gemachten Beobachtungen quantitativ auszuarbeiten.

Vom 29. 6. bis zum 16. 8. 58 wurden täglich (gegen 9 Uhr) 10 bis 15 Bienen von der Brutwabe abgefangen und die Zuckerkonzentration ihres Honigblaseninhaltes mit einem Abbé-Refraktometer (Zeiss-Opton) gemessen und nach LANDT (1936) korrigiert. Anschließend bot ich den Fluglochbienen destilliertes Wasser. Abb. 1 zeigt die Ergebnisse.

Die Konzentration des Honigblaseninhaltes ist ebenso wie die Zahl der trinkenden Fluglochbienen deutlich von der Witterung abhängig. Haben die Bienen wegen tiefer Temperaturen oder starker Niederschläge wenig Gelegenheit auszufliegen und Nektar einzusammeln, dann nehmen Zuckerkonzentration und Zahl der trinkenden Bienen rasch zu (3.—6. 7., 20.—25. 7. und 7.—9. 8.)[1]. Bei günstigem Flugwetter — Temperaturen zwischen 15° und 25° C — können die Bienen dagegen reichlich Nektar[2] eintragen. Jetzt ist der Honigblaseninhalt dünnflüssig: An unserer Fluglochtränke saugen dementsprechend nur wenige der kostenden Bienen (29. 6.—2. 7., 6.—9. 7., 25.—27. 7.).

Dieser klare Zusammenhang zwischen Wasserbedarf und Honigblasenkonzentration bleibt auch erhalten, wenn wir den Wasserbedarf durch experimentelle Eingriffe verändern, so wenn wir 100 ml einer 15%igen Zuckerlösung an das Volk verfüttern. Die Zahl der trinkenden Bienen geht in kurzer Zeit von 50 auf 8% zurück, gleichzeitig sinkt die Honigblasenkonzentration von 37 auf 25% ab. Später steigen beide wieder an. Einer Änderung der Honigblasenkonzentration bei den Stockbienen entspricht also auch hier eine Änderung der Wasserannahme am Flugloch.

Sicher ist den Bienen die Konzentration der in ihrer Honigblase enthaltenen Zuckerlösung bekannt. Da die Biene an ihrem Rüssel Geschmacksrezeptoren besitzt, kann sie bei dem häufigen Futteraustausch mit den Stockkolleginnen (LINDAUER 1952) den Honigblaseninhalt immer wieder überprüfen. Dadurch wird weiterhin das tägliche Futterangebot im Volk gleichmäßig verteilt und die Konzentration des

[1] Von August an ist allerdings die Witterung kaum noch von Bedeutung, da die Bienen auf dem Flugfeld an und für sich keine Tracht mehr finden.

[2] Nektar enthält nach BEUTLER u. SCHÖNTAG (1941) und BUTLER (1945) zwischen 60 und 93% Wasser.

Honigblaseninhaltes muß sich bei allen Tieren angleichen. Die Bienen sind so automatisch über den Wasservorrat informiert.

Von den bisher geschilderten Befunden gibt es jedoch Ausnahmen, auf die im folgenden gesondert eingegangen werden muß: An heißen Tagen ist eine große Zahl von Stockbienen mit Rüsselschlagen und Wasserspucken beschäftigt und versucht so, die Stocktemperatur auf 35° C zu halten. In ihren Honigblasen befindet sich eine stark wasserhaltige Flüssigkeit. Sinkende Konzentration bedeutet aber nach unserer Annahme die Mitteilung, daß Wasser im Stock nicht mehr benötigt wird. Diese Bienen würden an der Tränke das Wasser ablehnen, dies hätte aber den Zusammenbruch der Temperaturregulierung zur Folge. Um dies zu verhindern, ist ein gesonderter Regulationsmechanismus vorhanden: Bei Überhitzung treten *deutliche Abstufungen der Honigblasenkonzentration innerhalb des Volkes* auf. Der Honigblaseninhalt der Flugloch- und der Trachtbienen wird — im Gegensatz zu dem der Stockbienen — nicht verdünnt, sondern eingedickt. Treffen diese Bienen auf Wasser, dann trinken sie es ohne Zögern und tragen es in den Stock. Dies läßt sich im folgenden Versuch zeigen:

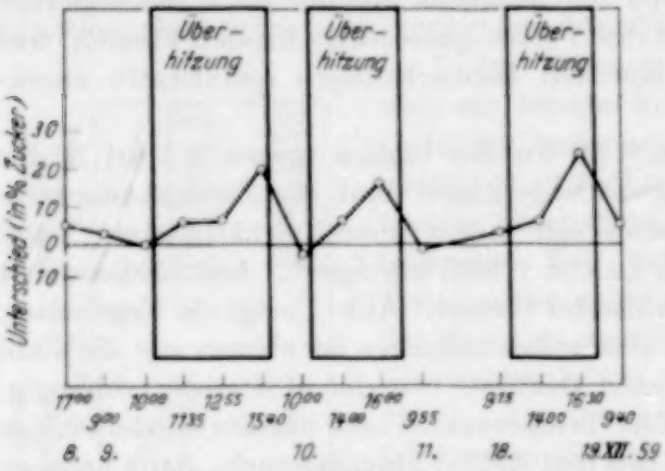


Abb. 4. Differenz zwischen der Konzentration des Honigblaseninhaltes von Stock- und Fluglochbienen während der Überhitzung des Stockes

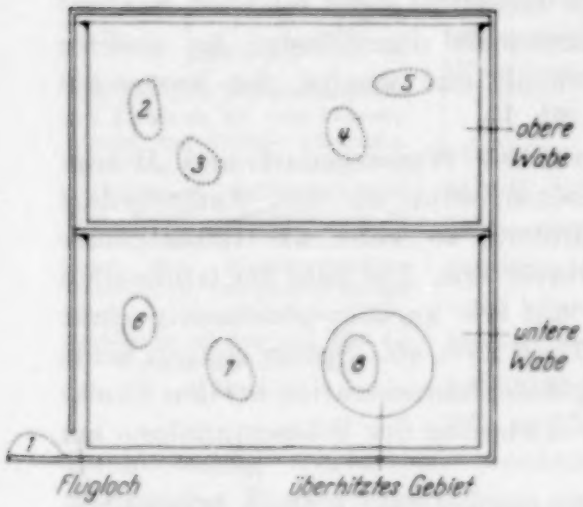


Abb. 5. Schema des zweiwabigen Beobachtungsstockes mit dem beheizten Gebiet (ausgezogener Kreis) und den acht Wabenregionen, von denen Bienen zur Analyse abgefangen wurden (von Punktlinien begrenzte Gebiete). Die Nummern entsprechen denen der Tabelle 1

Im Bienenraum wird ein Volk künstlich beheizt und die Konzentrationen des Honigblaseninhaltes von Stock- und Fluglochbienen gemessen. Abb. 4 zeigt, daß bei hohen Außentemperaturen deutliche Unterschiede auftreten. Diese Abweichungen werden auch bei den Freilandbeobachtungen während natürlicher Hitzeperioden sichtbar (Abb. 1: 10.—13.7, 29. 7.—1. 8.).

Um die stufenweise Änderung der Honigblasenkonzentration genauer verfolgen zu können, überhitzen wir in den folgenden Versuchen nur einen kleinen, mit Brut besetzten Bezirk der unteren Wabe (Abb. 5, ausgezogener Kreis). In der Tabelle 1 sind die Konzentrationswerte aus verschiedenen Stockbezirken zusammengestellt. Nur im unmittelbaren Überhitzungsbereich (Bezirk Nr. 8) sinken die Konzentrationen, haben die Bienen also verdünnte Lösungen in ihren Honigmägen. Bereits in nächster Umgebung des beheizten Gebietes (Bezirk Nr. 7) steigen die Konzentrationen an und erreichen bei den Bienen aller anderen Wabenteile (Nr. 2—6) die Werte der Fluglochbienen (Nr. 1).

Die Konzentrationsunterschiede bestehen also nicht allgemein zwischen Stock- und Fluglochbienen, sondern zwischen Bienen der Überhitzungszone und Bienen, die sich außerhalb dieses Gebietes befinden. Ihre Bedeutung für die Thermoregulation liegt auf der Hand. Die Bienen des Außendienstes mit konzentrierten Lösungen in ihren Honigmägen trinken kräftig an der Tränke, geben im Stock ihr Wasser ab und erhalten als Proviant für den nächsten Ausflug eine konzentrierte Zuckerlösung und damit den Hinweis, daß im Stock auch weiterhin Wasser dringend benötigt wird.

Eine offene Frage bleibt, in welcher Weise die Konzentrationsunterschiede aufrechterhalten werden. Das eingetragene Wasser muß von den Abnehmerinnen direkt zu den überhitzten Wabenteilen gebracht und darf nicht durch das gegenseitige Anbetteln von Biene zu Biene weitergegeben werden. Im letzteren Falle müßte ein Konzentrationsabfall zum Tanzboden und nicht, wie in Wirklichkeit, zum Überhitzungsgebiet auftreten. Möglicherweise

Tabelle 1. *Zuckerkonzentration des Honigblaseninhaltes von Bienen aus verschiedenen Stockbezirken bei Überhitzung*

Datum	Dauer der Beheizung	Mittelwerte der Konzentrationen des Honigblaseninhaltes (in Klammern Zahl der Einzelwerte) von Bienen des Gebietes								Statistische Sicherung	
		1 (Fluglochbienen)	2	3	4	5	6	7	8 (Heizgebiet)	1 gegen 8 (nach PFAU 1943)	2 gegen 8 (nach PFAU 1943)
	Std										
18. 12. 59	4½	47,5 (13)		46,3 (9)					41,1 (9)	$p = 0{,}02$	$p = 0{,}025$
	7	51,4 (14)		54,6 (17)					27,4 (15)	$p < 0{,}0002$	$p < 0{,}0002$
5. 1. 60	6¾	55,2 (10)	54,3 (11)				55,5 (12)		43,3 (11)	$p = 0{,}0035$	$p = 0{,}002$
14. 1. 60	6	57,3 (9)	56,9 (7)		52,7 (9)	57,9 (9)		46,0 (9)	41,3 (9)	$p = 0{,}0012$	$p = 0{,}0025$
18. 1. 60	5½	54,0 (9)	54,7 (8)			52,7 (8)	55,9 (11)	45,1 (18)	38,9 (18)	$p = 0{,}002$	$p = 0{,}0015$

eilen die Wasserspuckerinnen selbst zum Flugloch, nehmen dort das Wasser ab und kehren in die überhitzten Wabengebiete zurück.

3. Das Verhalten alarmierter Neulinge gegenüber Wasser

Nur wenige Bienen fliegen spontan einen natürlichen Wasserplatz an; meist werden sie von anderen Wassersammlerinnen durch Tänze geworben. Durch die Markierung dieser Neulinge während des Tanzes läßt sich zeigen, daß an der Tränke fast alle ohne Zögern zu sammeln beginnen. Sind diese Neulinge durch den Tanz informiert worden, ob sie Wasser, Nektar oder Pollen sammeln sollen? Es wäre ja auch möglich, daß sie ohne Hinweis auf die Trachtart ausfliegen und an der Tränke von sich aus zu sammeln beginnen. Wie wir wissen, ist ihnen der Wasserbedarf des Volkes bekannt!

Abb. 6. 2—3 Bienen werden im versteckten Futterkästchen bei schwachem Lavendelduft gefüttert und schicken durch ihre Tänze Neulinge zum Versuchstisch, auf dem aber — ebenfalls bei Lavendelduft — nur Wasser geboten wird

Welcher Art könnte die Information über die Trachtart sein? Die Tänze selbst sind, soviel wir wissen, bei Nektar- und Wassersammlerinnen gleichartig. Ist die Abnahme der mitgebrachten Flüssigkeit stürmisch, dann sind auch Dauer und Heftigkeit der Tänze gleich. Nun verfüttern die Tänzerinnen ihren Honigblaseninhalt in den Tanzpausen auch an jene Bienen, die gerade den Tanz verfolgt haben und später an den angegebenen Platz fliegen werden. Mit dieser Futterübergabe ist natürlich eine Information verbunden. So ist der mit Zuckerwasser eingetragene Duft für die Verständigung von großer Bedeutung (v. FRISCH 1947). Doch Duft fällt bei Sammlerinnen von destilliertem Wasser und geruchsfreier Zuckerlösung weg. Hier könnte nur die verschiedene Süße, also ein Geschmacksunterschied, als Hinweis auf die Trachtart dienen.

Ein Hinweis auf die Art der Tracht ist also möglich. Hat aber dieser Hinweis den Charakter eines Auftrages? Um diese Frage beantworten zu können, lassen wir *Neulinge durch tanzende Zuckerwasser-Sammlerinnen alarmieren und zu einer Wassertränke schicken!*

Zur Durchführung dieser Versuche habe ich folgende Anordnung gewählt: In etwa 30 m Abstand vom Stock werden 2—3 numerierte Bienen in einem am Boden unter Gras versteckten Futterkästchen mit

2 mol Zuckerlösung bei schwachem Lavendelduft gefüttert. Sie tanzen lebhaft und schicken Neulinge aus. Diese finden auf ihrer Suche nach der Lavendeltracht in gleicher Entfernung einen mit auffallendem Farbmuster gezeichneten und stark nach Lavendel duftenden Versuchstisch, auf dem aber anstelle des Zuckerwassers ein mit destilliertem Wasser gefülltes Futtergläschen aufgestellt ist (Abb. 6). Alle Anflüge, bei denen

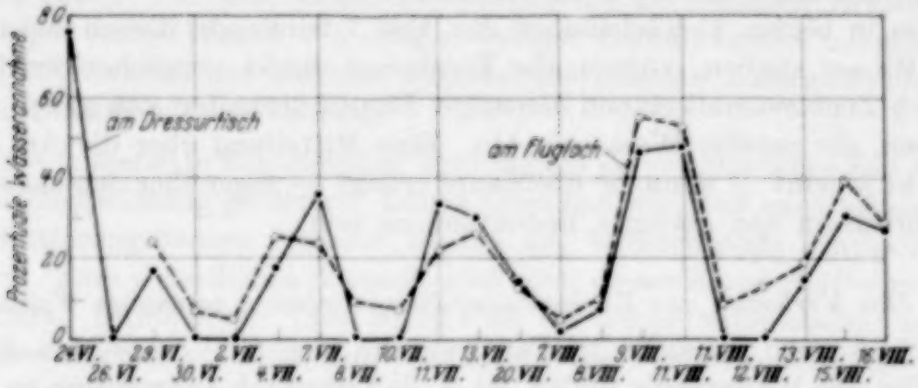


Abb. 7. Neulinge werden durch tanzende Zuckerwassersammlerinnen zur Tränke geschickt. In der ausgezogenen Kurve ist der Prozentteil der Anflüge dargestellt, bei denen die Bienen nach dem Kosten weitergetrunken haben. Zum Vergleich ist mit der unterbrochenen Kurve die am Flugbrett gemessene Wasserannahme eingezeichnet

eine Biene am Wasser kostet, werden gezählt[1]; weiterhin wird protokolliert, bei wie vielen dieser Anflüge die Bienen für mindestens 10 sec weitertrinken und bei wie vielen sie das Wasser ablehnen.

Die Ergebnisse von 21 Versuchen sind in Abb. 7 zusammengestellt. Der erste Versuch fand am 24. 6. nach kühlen regnerischen Vortagen statt. Das Ergebnis war überraschend: Bei 16 Anflügen wurde 12mal nach dem Kosten ausgiebig weitergetrunken; von den 7 Neulingen hatten 4 das Wasser getrunken und waren nicht nur einmal, sondern wiederholt am Wasserschälchen erschienen[2]. Der folgende Versuch, 2 Tage später, war dagegen völlig negativ: kein einziges Mal tranken

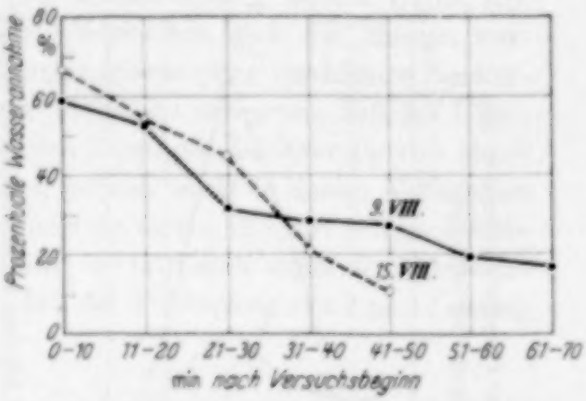


Abb. 8. Neulinge werden durch tanzende Zuckerwassersammlerinnen zur Tränke geschickt (vgl. Abb. 7): Verlauf der Versuche vom 9. und 15. 8. 58. Die Zahl der Anflüge, bei denen die Neulinge Wasser trinken, geht zurück, je mehr Wasser während des Versuches in den Stock gebracht wird

[1] Es fanden natürlich einzelne Neulinge auch das versteckte Futterkästchen am Boden. Sie wurden beim ersten Anflug abgefangen.

[2] Bei diesem Versuch wurden ausnahmsweise die Neulinge nach dem ersten Trinken nicht abgefangen, sondern durften mehrmals sammeln.

die ankommenden Neulinge. Auch bei den späteren Versuchen schwankte das Ergebnis in beträchtlichem Ausmaße. Ein Zusammenhang mit dem gleichzeitig gemessenen Wasserbedarf (Abb. 7) des Volkes ist offenkundig! Trinken bei großem Wasserbedarf viele der ankommenden Neulinge, so wird in kurzer Zeit eine große Wassermenge in den Stock gebracht. Honigblasenkonzentration und Wasserannahme sinken deshalb im Laufe des Versuches ab (Abb. 8).

Da in beiden Versuchsreihen der Abb. 7 trinkende Bienen erstmals auf Wasser stießen, können die Ergebnisse direkt verglichen werden: Durch Zuckersammlerinnen *alarmierte* Bienen verhalten sich gleich wie Bienen, die *zufällig* Wasser finden. Eine Mitteilung über die Art der Tracht scheint — wenn sie überhaupt erfolgt — gegenüber den sozialen Bedürfnissen von geringer Bedeutung zu sein.

4. Das Verhalten von Zuckerwasser-Sammlerinnen gegenüber Wasser

Wir kennen nunmehr die Faktoren, die Bienen — sei es, daß diese zufällig eine Wasserstelle finden, sei es, daß sie durch Tänzerinnen zu ihr geschickt werden — zur Annahme oder Ablehnung des Wassers veranlassen. Uns interessiert noch, wie sich die *Sammlerinnen einer Zucker-*

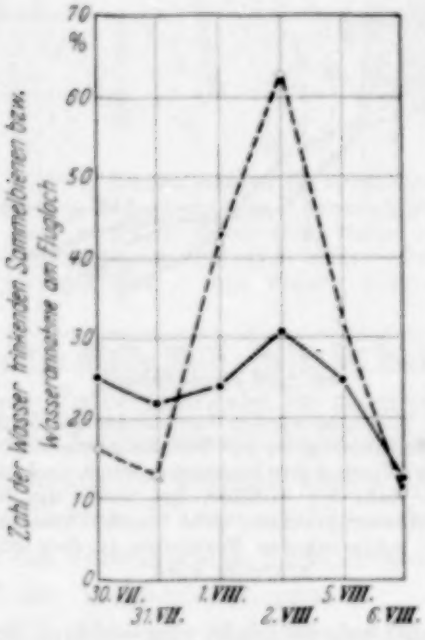


Abb. 9

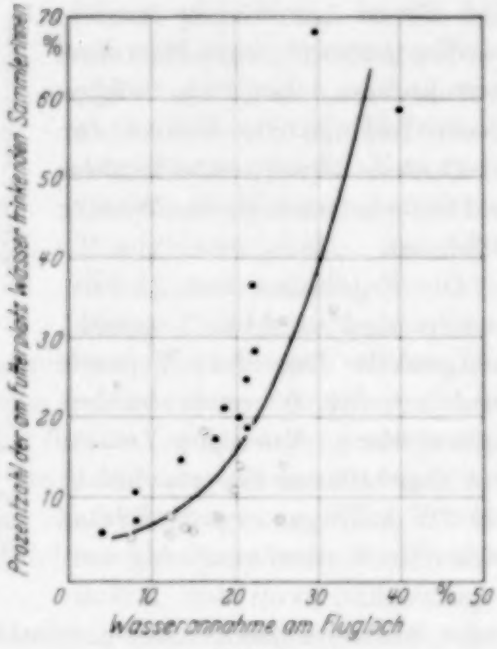


Abb. 10

Abb. 9. Beziehungen zwischen Wasserannahme am Flugloch (●———●) und der Zahl der ehemaligen Zuckerwasser-Sammlerinnen, die am Dressurplatz Wasser trinken (○- - - -○). Bei erhöhtem Wasserbedarf (2. 8.) trinken ³/₄ aller Sammlerinnen

Abb. 10. Einer Sammelschar wird unmittelbar im Anschluß an eine Fütterung mit 2- (●) oder ½-molarer (○) Zuckerlösung am Futterplatz Wasser geboten. Man erkennt 1. einen Zusammenhang zwischen Wasserannahme am Flugloch und der Umstimmung der Nektarsammlerinnen und 2. eine leichtere Umstimmung nach der Fütterung mit der 2-mol-Lösung

lösung verhalten, wenn diese plötzlich durch Wasser ersetzt wird. Trinken sie überhaupt das Wasser? Es ist bekannt, daß der Sammelbetrieb bereits durch verdünnte Zuckerlösungen gestört werden kann. Unterschreitet die Konzentration der gebotenen Zuckerlösung eine bestimmte Schwelle, die allerdings jahreszeitlich stark schwankt, dann wird das Zuckerwasser von der Sammelschar abgelehnt (v. Frisch 1935, Lindauer 1948). Ich hatte jedoch nicht selten die Beobachtung gemacht, daß sogar reines Wasser von einigen wenigen Sammlerinnen getrunken wird. Wir stellen uns nun die Aufgabe, die sozialen Zusammenhänge dieser Umstellung aufzuklären.

Eine numerierte Sammelschar wird täglich zu verschiedener Zeit mit 2 mol Zuckerlösung gefüttert. Damit erreichen wir, daß auch während der Fütterungspausen einzelne Bienen am Versuchsplatz Nachschau halten. Zum eigentlichen Versuch wird eine dieser Kundschafterinnen gefüttert. Durch ihren Tanz schickt sie die ganze Sammelschar zum gewohnten Futterplatz, an dem jetzt aber Wasser geboten wird. Abb. 9 zeigt, daß die Wasserannahme stark schwankt — und zwar wieder in deutlichem Zusammenhang mit dem Wasserbedarf des Volkes.

Zum gleichen Ergebnis kommen wir, wenn wir das Wasser anschließend an die Fütterung mit der Zuckerlösung bieten (Abb. 10). Dabei taucht ein neues Problem auf: Verhalten sich die Bienen verschieden, je nachdem, ob sie zuvor konzentrierte oder verdünnte Zuckerlösungen gesammelt haben? Man wird vielleicht erwarten, daß der Übergang zum Wasser von nur schwach süßen Lösungen leichter als von stark konzentrierten sei. Die Bienen gingen jedoch *nicht* in jenen Versuchen eher zum Wassertrinken über, bei denen sie zuvor die nur schwach süße Lösung gesammelt hatten. Aus der Abb. 10 läßt sich sogar der Verdacht erheben, daß die Bienen umgekehrt nach der Fütterung mit 2 mol Lösung leichter Wasser tranken.

B. Der Einfluß individueller physiologischer Faktoren auf die Tätigkeit der Wassersammlerinnen

1. Die Bedeutung des Sammelalters beim Übergang von der Zuckerlösung zum Wasser

Wir haben feststellen können, daß Suchbienen, durch Tänze alarmierte Neulinge und alte Sammlerinnen ihre Entscheidung an der Wasserstelle nach den sozialen Bedürfnissen des Volkes richten. Aber warum — wir müssen hier auf eine bereits in der Einleitung gestellte Frage zurückkommen — zeigen Nektar- und Wassersammlerinnen zur gleichen Zeit, also bei gleichem Wasserbedarf des Volkes, ein so verschiedenes Verhalten? Während an der Tränke alle Bienen herzhaft

saugen, lehnen die meisten ihrer Kolleginnen, die auf Nektartracht ausfliegen, es ab, Wasser in den Stock zu bringen. Einige unter ihnen machen jedoch — wie eben (S. 165) erwähnt — eine Ausnahme! Wir möchten nunmehr wissen, was diese Sonderlinge auszeichnet.

Um das Ergebnis vorwegzunehmen: *Die Umstimmung vom Nektarsammeln zum Wassersammeln erfolgt um so leichter, je kürzer die vorausgehende Sammelzeit an der Nektarquelle war.* Dies läßt sich durch folgende Versuche zeigen:

1. Numerierte Bienen sammeln seit Tagen eine halbmolare Zuckerlösung; Neulinge werden sorgfältig abgefangen und getötet. Nun wird die Konzentration der Zuckerlösung auf 2 mol erhöht und alle Neulinge

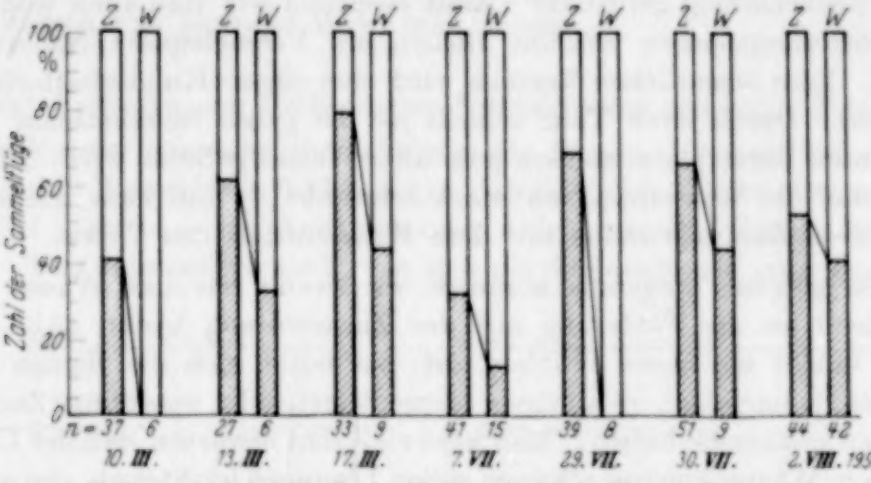


Abb. 11. Am Futterplatz wird die Zuckerlösung (Z) durch Wasser (W) ersetzt: Anteil der Sammelflüge von neuen (leerer Teil der Säulen) und „alten" Sammlerinnen (schraffierter Teil) an der Zuckerlösung vor und am Wasser nach dem Wechsel. Die Sammlerinnen hohen Sammelalters nehmen das Wasser seltener an als die Neulinge. Die ersten drei Versuche im Bienenraum, die übrigen auf dem Oberwiesenfeld. Der Unterschied ist gesichert (GREENWOOD 1913)

werden am Futtergefäß zugelassen und markiert. Nach 30—60 min wird das Futtergefäß gegen ein gleichartiges, aber mit Wasser gefülltes Gefäß ausgetauscht. Während der letzten 10 min der Zuckerfütterung werden die Anflüge von „alten" und „neuen" Sammlerinnen gezählt; ebenso wird in der halben Stunde, die dem Wechsel zum Wasser folgt, jedes Trinken von „neuen" und „alten" Sammlerinnen protokolliert. Ich habe diesen Versuch dreimal im Bienenraum und viermal auf dem Oberwiesenfeld durchgeführt. Abb. 11 bringt das Ergebnis dieser 7 Versuche.

Bienen, die erst kurze Zeit die Zuckerlösung sammeln, trinken das Wasser in weit größerer Zahl, als Bienen, die schon mehrere Tage als Nektarsammlerinnen tätig sind.

2. Am Futtertischchen werden 2 mol-, $^1/_2$ mol- Rohrzuckerlösung und Wasser zur Wahl geboten. Alle Bienen der Sammelschar trinken nur

von der konzentrierten Lösung. Nun werden die Seitenflächen des Beobachtungsstockes mit Heizlampen bestrahlt. Ein Teil der Sammelbienen zieht nun die verdünnteren Lösungen vor (vgl. LINDAUER 1954). Auch hier lassen sich nur die Bienen zum Wassersammeln umstimmen,

Tabelle 2. *Die Bevorzugung von verschieden konzentrierten Zuckerlösungen und Wasser bei Überhitzung in ihrer Abhängigkeit vom Sammelalter*

Biene Nr.	Sammelalter (für Zuckerlösungen) in Tagen	Zahl der Besuche bei			Prozentualer Anteil der Besuche an ½ mol-Lösung und Wasser
		2 mol-	½ mol-	Wasser	
		Zuckerlösung			
122	14	14	0	0	0
27	5	7	1	0	12,5
29	5	3	1	0	25,0
42	4	5	0	1	16,7
402	4	3	2	1	50,0
504	4	7	9	3	63,2
300	2	11	5	0	45,5
400	1	0	9	7	100

die erst kurze Zeit Zuckerwasser gesammelt hatten (Tabelle 2). Die Zeitspanne, die die Zuckerwasser-Sammlerin schon am Futterplatz bzw. die Wassersammlerin schon an der Tränke gesammelt hat, sei im folgenden als „*Sammelalter*" bezeichnet.

Noch genauer als in Tagen läßt sich das Sammelalter durch die Zahl der Sammelflüge ausdrücken. In 62 Versuchen habe ich das Verhalten der Bienen beim Übergang vom Zuckerwassersammeln zum Wassersammeln nach einer verschiedenen Zahl von Sammelflügen zur Zukkerlösung beobachtet. Sie sind in Tabelle 3 zusammengestellt: Die Mehrzahl der Bienen zögerte also bereits nach drei Flügen zur Zuckerlösung, das Wassersammeln wieder aufzunehmen. Ein einziger Flug zur Zuckerlösung hielt dagegen die Bienen nicht ab, wieder zum Wassersammeln überzugehen. Ohne bemerkbare Unruhe tranken sie wieder Wasser! Hatten die Bienen dagegen längere Zeit die Zuckerlösung eingetragen, dann war in diesen Tagen eine solch starke Bindung an die

Tabelle 3. *Verhalten der Sammlerinnen gegenüber Wasser nach einer verschiedenen Zahl von Flügen zur Zuckerlösung*

Zahl der Sammelflüge an der Zuckerlösung	Zahl der Versuche	Verhalten der Sammlerinnen am Wasser (in %)		
		kein Zögern	leichtes Zögern	deutliches Zögern
1	16	94	6	0
2	5	60	20	20
3	14	29	14	57
4	10	10	10	80
5	3	0	0	100
8	7	14	0	86
11	3	0	0	100
12	2	0	0	100
3 Tage	2	0	0	100

neue Tätigkeit erfolgt, daß sie nunmehr — obwohl weiterhin Wasserbedarf bestand — das Sammeln von Wasser entschieden und dauerhaft ablehnten.

2. Die Umstimmung vom Wassersammeln zum Nektarsammeln

Wir haben uns bisher nur mit der Frage beschäftigt, ob und unter welchen Bedingungen ein Übergang vom Nektar- zum Wassersammeln möglich ist. Die Umstimmung in umgekehrter Richtung, also vom Wasser- zum Nektarsammeln, scheint demgegenüber von geringer Problematik zu sein. Trinken doch im allgemeinen — Überhitzung ausgenommen (vgl. S. 167) — die Wassersammlerinnen gerne eine gebotene Zuckerlösung und beachten das bis dahin gesammelte Wasser nicht mehr. Um so überraschender ist es, daß beide Übergänge in besonderen Fällen wiederholt werden können.

Hierzu ein eindrucksvolles Beispiel: Von einem erst vor wenigen Tagen im Bienenraum aufgestellten Volk wird am 2. 12. (die Bienen waren also in der Winterruhe) eine kleine Sammelschar *mit Wasser* zu einem Futtertischchen dressiert. 16 Bienen trinken eifrig und werden numeriert. Nach wenigen Stunden wird die Fütterung abgebrochen und nach einer Pause am Futterplatz eine einmolare Lösung aufgestellt. Alle 12 am Dressurtisch erscheinenden Bienen trinken sofort die Zuckerlösung! Am folgenden Tag wird wieder Wasser geboten: 10 Bienen der letzten Zuckerfütterung finden sich ein und sammeln das Wasser. An den folgenden Tagen wird noch mehrmals abwechselnd Wasser und Zuckerlösung geboten. Wie Abb. 12 zeigt, sind auch weiterhin fast alle Bienen *abwechselnd als Nektar- und als Wassersammlerinnen* tätig.

Zum Vergleich versuchte ich gleichzeitig mit einer zweiten Sammelschar desselben Volkes, die aber schon einen Tag Zuckerlösung gesammelt hatte, die gleichen Versuche durchzuführen. Ein Übergang von der Zuckerlösung zum Wasser wurde jedoch von fast allen Bienen abgelehnt.

Auch an diesem Beispiel zeigte sich also die Vorliebe der Wassersammlerinnen für die Zuckerlösung. Gehen wir jedoch diesem Problem noch weiter nach, so kommen wir zu einem interessanten Ergebnis. Wir wollen dazu die in Tabelle 3 zusammengestellten Versuche mit *Wassersammlerinnen* von hohem Sammelalter wiederholen. Zwar sammeln die meisten Bienen nur wenig Tage an der Tränke, aber es gibt doch einige, die sich weit über eine Woche an ihr einfinden. Tabelle 4 zeigt, daß auch an das Wassersammeln — wenn auch langsamer — eine Bindung erfolgt, die mit zunehmendem Sammelalter immer fester wird. Eine Wassersammlerin von hohem Sammelalter kann im Wahlversuch sogar Wasser einer Zuckerlösung vorziehen — und dies, obwohl nur geringer Wasserbedarf besteht! Dies sei an einem Beispiel genauer geschildert:

Die Biene Nr. 221 sammelt seit dem 10. 3. an der Tränke; sie war vorher nicht als Sammlerin tätig gewesen. Am 17. 3. wird das Wassergefäß gegen eine Schale mit 2 mol Zuckerlösung ausgetauscht. Die Biene sammelt mit immer größer werdenden Pausen. Am folgenden Tag entdeckt sie eine neue Tränke. Von nun an befliegt sie abwechselnd diese und die Zuckerwasserschale am alten Platz. Und zwar trägt sie bei 13 von 22 Sammelflügen, die sie innerhalb von 2 Std durchführt, Wasser in den Stock und nur neunmal die 2 mol Zuckerlösung. Kehrt sie mit der Zuckerlösung in den Stock zurück, dann ist die Abnahme stürmisch und hat einen

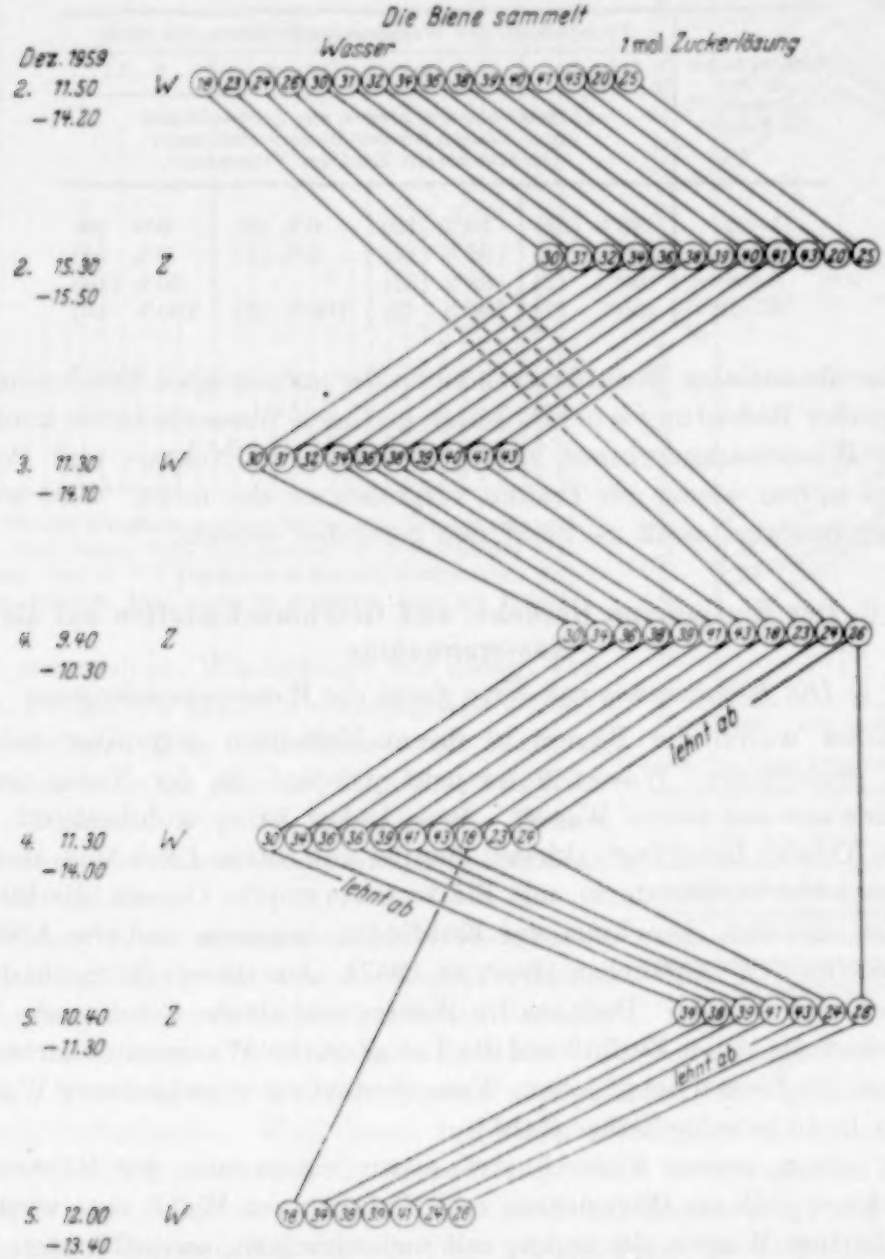


Abb. 12. Numerierte Neulinge werden vom Flugloch mit Wasser zu einem Dressurplatz gelockt und dort für einige Stunden mit Wasser (*W*) oder Zuckerlösung (*Z*) gefüttert. Es ist schematisch der Wechsel der Bienen zwischen der Wasser- und der Zuckerwasser-Sammeltätigkeit bei den einzelnen Fütterungen dargestellt. Die meisten Bienen führen die beiden Tätigkeiten abwechselnd aus, nur wenige lehnen ab

Werbetanz zur Folge. Sie selbst sammelt daraufhin aber nicht die Zuckerlösung, sondern fliegt wieder zum Wasser! Am 19. 3. steigt der Wasserbedarf etwas; daraufhin trinkt unsere Sammlerin nur bei 2 von 14 Sammelflügen an der Zuckerschale. Der Wasserbedarf war keineswegs akut, wie die verhältnismäßig langen Abgabezeiten zeigen. Ihre Kolleginnen mit niederem Sammelalter kommen zur gleichen Zeit nur zur Zuckerlösung.

Tabelle 4. *Der Einfluß des Sammelalters auf die Wasserannahme nach Zwischenfütterungen mit Zuckerlösung*

Sammelalter an der Tränke (in Tagen)	Prozentzahl der Wassersammlerinnen, die nach eingeschobenen Flügen zur Zuckerlösung ohne Zögern wieder Wasser eintragen (in Klammern Zahl der Versuche)			
	1—2	3—4	5—8	9—15
1—2	86% (21)	13% (16)	0% (9)	0% (5)
3—4	100% (4)	56% (16)	0% (1)	0% (5)
5—8	100% (2)	65% (31)		50% (10)
9—12	100% (7)	100% (3)	100% (2)	100% (5)

Für die sozialen Bedürfnisse können die aufgezeigten Erscheinungen von großer Bedeutung sein: In Zeiten geringen Wasserbedarfes kommen einige Wassersammlerinnen zwischen Flügen zu Nektar- und Pollenquellen immer wieder zur Tränke, vergessen sie also nicht. Wird wieder Wasser benötigt, muß sie nicht neu gefunden werden.

C. Der Einfluß von Geruchs- und Geschmacksstoffen auf die Wasserannahme

1. Die Bevorzugung von Urin durch die Wassersammlerinnen

Bisher waren die Bienen in ihrem Verhalten gegenüber reinem, völlig geruchlosem Wasser untersucht worden. In der Natur treffen sie aber nie auf reines Wasser. Dem Imker ist es wohlbekannt, daß sie als Tränke bevorzugt „kleine Tümpel mit totem Laub und anderen verwesenden Stoffen darin, mit Blättern verstopfte Gossen, die kleinen Lachen, die sich manchmal auf Kuhfladen sammeln und die Abflüsse von Misthaufen" aufsuchen (BUTLER 1957). Aus diesen Beobachtungen ergeben sich Fragen: Besitzen im Wasser enthaltene Geschmacks- und Geruchsstoffe einen Einfluß auf die Tätigkeit der Wassersammlerinnen? Trinken die Bienen bei gleichem Wasserbedarf die verschiedenen Wassersorten in unterschiedlicher Zahl?

In einem ersten Versuch stellen wir einem aus der Winterruhe geweckten Volk im Bienenraum zwei Tränken zur Wahl: eine wird mit destilliertem Wasser, die andere mit menschlichem, unverdünnten Urin gefüllt. Nun warten wir auf Sammlerinnen; dabei wird darauf geachtet, daß eine Anlockung durch Werbetanz oder Bienengeruch nicht möglich ist. In 4 Tagen stellen sich nacheinander 54 Bienen an einer der Tränken

ein: 38 davon, also *über 70%, an der mit Urin gefüllten Schale*. Dieses Ergebnis stimmt gut mit zahlreichen imkerlichen Beobachtungen überein (v. BUTTEL-REEPEN 1915), scheint aber (s. u.) den experimentellen Ergebnissen von BUTLER (1940) und PISCITELLI (1959) zu widersprechen. So fand BUTLER, daß am Dressurtisch 10mal so viel Bienen Wasser als

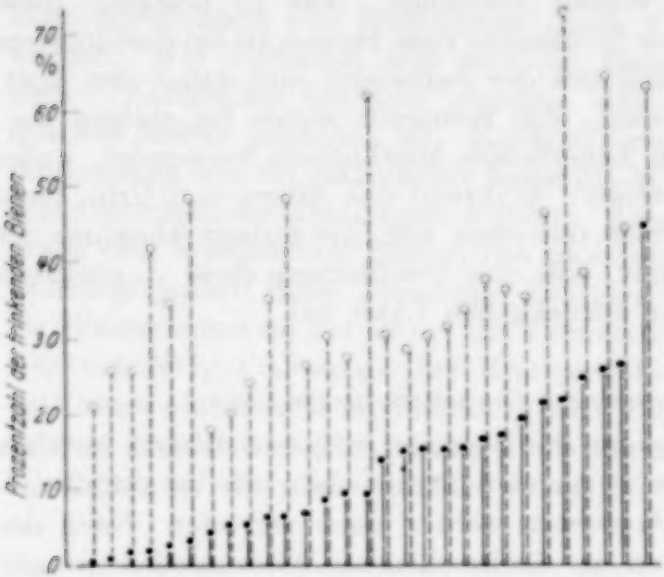


Abb. 13. Am Flugloch werden für 12 min Wasser (●) und nach einer Pause Urin (○) geboten und jeweils der prozentuale Anteil der trinkenden Bienen festgestellt. Die Bienen trinken Urin stets in größerer Zahl als Wasser

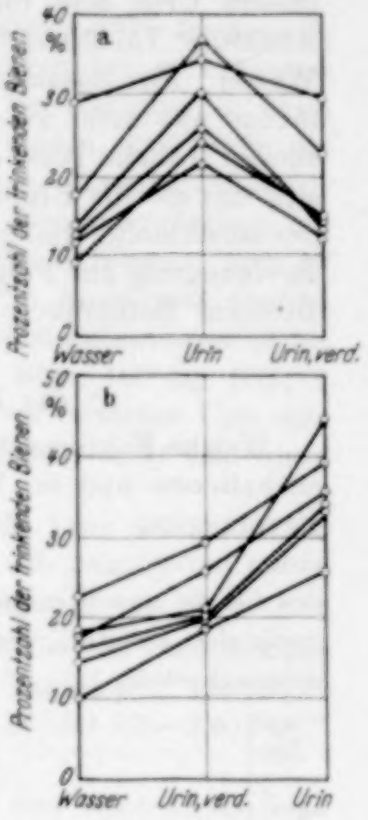


Abb. 14. Am Flugloch wird nacheinander für je 8 min Wasser, Urin und verdünnter Urin (*a*) bzw. Wasser, verdünnter Urin und Urin (*b*) geboten und der prozentuale Anteil der trinkenden Bienen festgestellt. Verdünnter Urin wird seltener getrunken als unverdünnter

Urin sammelten. Wiederholen wir diesen Versuch, stellen wir also den *eingeflogenen Wassersammlerinnen* Urin und Wasser zur Wahl, so kommen wir zum gleichen Ergebnis wie BUTLER: Während $2^1/_2$ Std sammeln die Bienen *118mal an der Wasserschale* und nur 44mal an der Urinschale!

Woher diese unterschiedlichen Resultate? Die Lösung liegt in den verschiedenen Versuchsbedingungen. Im zuletzt beschriebenen Versuch waren die Bienen — wie bei BUTLER (1940) — bereits einige Zeit zuvor an den Versuchstisch dressiert worden und gewöhnt, dort geruchsfreies Wasser vorzufinden. Wird dieses durch eine Flüssigkeit mit intensivem Geruch ersetzt, so stutzen die Sammlerinnen und bevorzugen im Wahlversuch das „bekannte" Wasser. Ein ähnliches Zögern zeigt sich auch, wenn einer Sammelschar anstelle einer geruchsfreien Zuckerlösung diese nunmehr zusammen mit einem Duft geboten wird. Dies tritt selbst dann ein, wenn der Duft *nach* der Gewöhnung positiv auf Tanzlust und Sammeleifer wirkt (LINDAUER 1948, v. FRISCH, HERAN u. LINDAUER 1953).

Bei erstanfliegenden Neulingen fehlt die vorhergehende Dressur auf eine geruchsfreie Substanz; man könnte sagen, die Bienen wählen „unvoreingenommen" und in diesem Falle wählen sie die Schale mit Urin.

Da sich die Fluglochbienen bei der Wasserannahme gleich wie erstanfliegende Neulinge verhalten (vgl. S. 156), war zu erwarten, daß auch erstere Urin dem reinen Wasser vorziehen. Abb. 13 bestätigt diese Annahme: Im Mittel trinken 2—5mal so viele Bienen als bei destilliertem Wasser. Ein Zusammenhang mit der Jahreszeit und damit der Brutmenge war nicht zu erkennen. Zur Kontrolle wurde bei einigen Versuchen Jauche (von einem bäuerlichen Misthaufen) verwendet, wobei sich das gleiche Ergebnis zeigte. Während das Altern von Urin, trotz des zunehmend unangenehmen Geruches, nur eine geringe Abnahme der Bevorzugung zur Folge hatte, läßt eine Verdünnung diese — entgegen BUTLERS Befunden — klar zurückgehen (Abb. 14).

2. Die Bedeutung der Geruchsstoffe im Urin

Welche Faktoren bestimmen die Wahl der Bienen? Welche im Urin enthaltenen und im Wasser fehlenden Stoffe lösen die so auffallende Bevorzugung aus? Zwei Ansichten werden dazu vertreten: Nach der einen bevorzugen die Bienen die übelriechenden Wasserstellen „wegen des für sie anscheinend höchst verlockenden Geruches" (BUTLER 1957), nach der zweiten wegen der in solchen Lösungen enthaltenen Geschmacksstoffe.

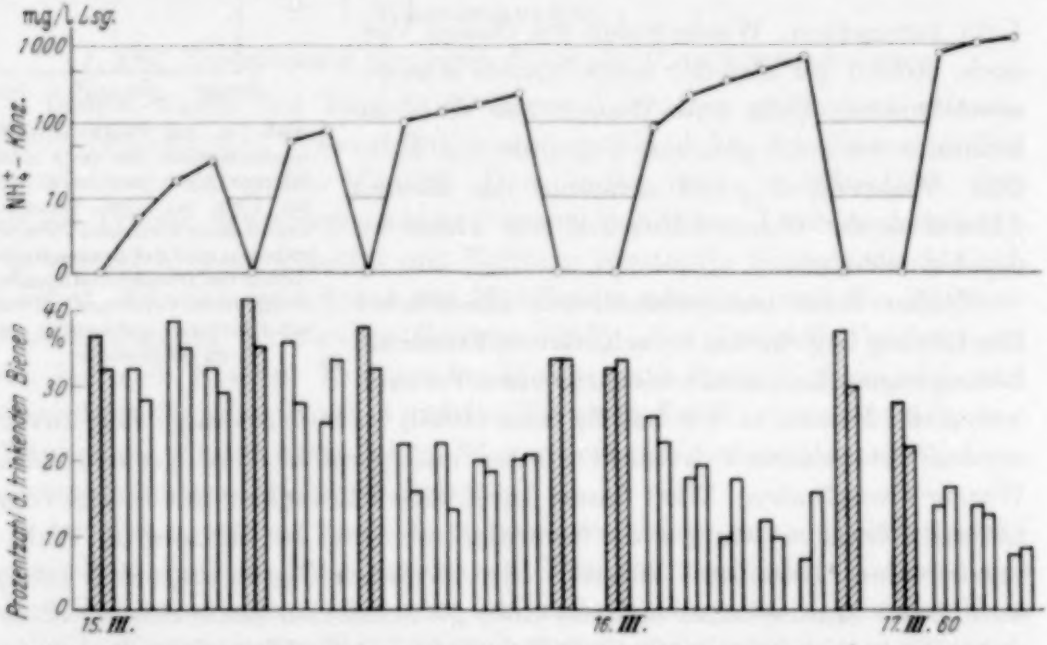


Abb. 15. Der Einfluß einer Ammoniakzugabe zum Tränkewasser auf die Wasserannahme. Jede der Doppelsäulen repräsentiert eine achtminutige Zählung. Die NH_4^+-Konzentration ist in logarithmischem Maßstab eingetragen! ▨: Zählungen bei NH_4^+-freiem Wasser, ▭: Zählungen bei NH_4^+-haltigem Wasser

Die typischen Geruchsstoffe des Harns sind noch weitgehend unbekannt (Werle u. Schievelbein 1957). Die Überprüfung ihrer Bedeutung für die Wasserauswahl ist deshalb nur durch deren Ausschaltung in toto möglich. So wird Urin durch Schütteln mit Aktivkohle für den Menschen geruchsfrei; daß dies auch für die Bienen zutrifft, kann leicht durch eine Duftdressur (nach v. Aufsess 1960) festgestellt werden. Wie verhalten sich nun die Bienen gegenüber geruchlosem Urin? Zahlreiche Versuche ergaben, daß die Bevorzugung in etwa gleicher Stärke geblieben ist. Kontrollversuche zeigen, daß durch die Behandlung mit der Aktivkohle keine die Wasserannahme beeinflussenden Geruchsstoffe übertragen wurden. Angaben aus Imkerkreisen betonen eine Vorliebe der Bienen für ammoniakhaltiges Wasser; Abb. 15 widerlegt jedoch diese Annahme: Die Zugabe von Ammoniak fördert die Wasserannahme bei keiner der verwendeten Konzentrationen (5 bis 1000 mg $NH_4^{\bullet}$/l Lösung); bei Konzentrationen über 100 mg $NH_4^{\bullet}$/l tritt sogar eine deutliche Hemmung auf. Die im verwendeten Urin enthaltene Ammoniakmenge betrug 150—750 mg/l Harn, wirkt also sogar hemmend auf die Wasserannahme (vgl. S. 175).

3. Die Bedeutung der Geschmacksstoffe im Urin

Die mengenmäßig bedeutendsten Urinbestandteile sind nach Werle u. Schievelbein (1957) jeweils in Gramm pro Tagesharn: Harnstoff 20—35; $Na^{\bullet}$ 3—6; Cl' 6; davon als NaCl etwa 6—16; $K^{\bullet}$ 1,7—3,4, PO_4''' 2,5—3,5; SO_4'' 2,0—3,5 und Harnsäure 0,1—2,0.

a) Harnstoff und Harnsäure. Der Harn stellt eine etwa 1—3,5%ige Harnstofflösung dar. In 18 Versuchen habe ich das Verhalten der Bienen gegenüber destilliertem Wasser, einer 2,5%igen und einer 5%igen Harnstofflösung untersucht. Wie Abb. 16 zeigt, trinken die Bienen alle drei Flüssigkeiten in etwa gleichem Maße. Zum Vergleich sei erwähnt, daß uns bereits die 2,5%ige Lösung stark bitter und die 5%ige Lösung völlig ungenießbar erscheint. Die Bienen zeigen hier, wie auch gegenüber Chinin und anderen Bitterstoffen (v. Frisch 1935) eine geringe Empfindlichkeit.

Harnsäure ist im Urin in Konzentrationen zwischen 0,0001 und 0,2% enthalten. Innerhalb dieser Grenzen ist sie für die Wasserannahme ohne Bedeutung.

b) Natriumchlorid. Preuss' (1900) Beobachtung, daß die Bienen mit Kochsalz versetztes Wasser dem reinen Brunnenwasser vorziehen, ist in der Folgezeit vielfach bestätigt worden. Doch die Angaben über die Optimalkonzentration schwanken von 0,1% bis nahezu gesättigt (Preuss 1900, Betts 1932, Kunze 1928, Herrod-Hempsall 1931, Harrison 1932, Butler 1940, Piscitelli 1959). Tabelle 5 bestätigt zunächst ebenfalls die Preuszsche Angabe; weiterhin zeigt sie, daß das

Optimum in ziemlich weiten Grenzen, in unseren Versuchen zwischen 0,3 und 10%, und ohne Beziehung zur Jahreszeit schwankt. Die 1%ige Lösung wird in allen Fällen noch häufiger, die gesättigte Lösung seltener als destilliertes Wasser angenommen. Die Bevorzugung zeigt sich auch in der Lebhaftigkeit, mit der die Sammelflüge ausgeführt werden. So betrug der Zeitintervall zwischen zwei Sammelflügen bei der Biene Nr. 116 bei Wasser 6 min 45 sec (± 8 sec), bei der Salzlösung 6 min 5 sec (± 4 sec); der Unterschied ist also real (p = 0,0003).

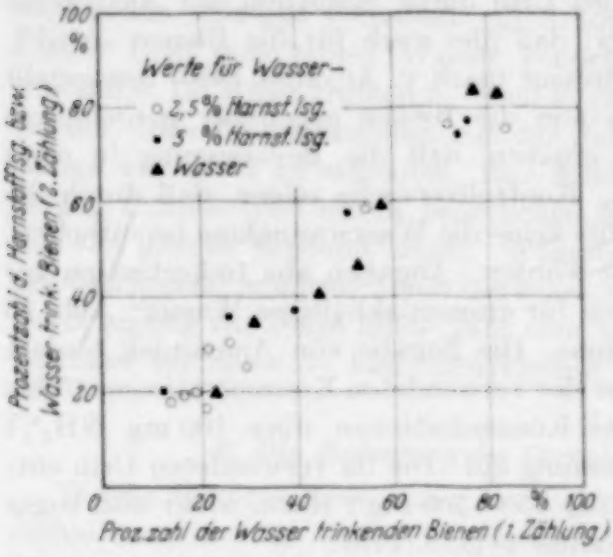


Abb. 16. Am Flugloch wird für 12 min destilliertes Wasser (1. Zählung) und nach zehnminutiger Pause für ebenfalls 12 min erneut Wasser oder 2,5 % oder 5 % Harnstofflösung (2. Zählung) geboten und jeweils der Anteil der trinkenden Bienen gezählt. Die Werte der Messungen Wasser — 2,5 % Harnstofflösung sind als ○, die der Messungen Wasser — 5 % Harnstofflösung als • und die der Kontrollmessungen Wasser — Wasser als △ eingetragen. (Die Werte für die extrem hohen Wasserannahmen um 80 % wurden nach einer Schlechtwetterperiode gewonnen)

Die Vorliebe der Wassersammlerinnen für 10%ige NaCl-Lösungen ist überraschend, bewirkt doch schon eine Zugabe geringer Kochsalzmengen eine Vergällung von Zuckerlösungen für die Nektarsammlerinnen (v. FRISCH 1935).

c) Andere Mineralsalze. Alle anderen, im Urin in größerer Menge vorkommenden Salze stehen in ihrer Beliebtheit bei den Wassersammlerinnen weit hinter dem Kochsalz zurück. So erhielt ich bei

Tabelle 5. *Bestimmung der optimalen Annahme von Kochsalzlösungen.* (Die beste Annahme ist kursiv geschrieben)

Datum 1960	Prozentzahl der trinkenden Bienen bei								
	Aqua dest.	Kochsalzlösungen							Aqua dest.
		0,03 %	0,1 %	0,3 %	1 %	3,3 %	10 %	gesättigt	
18. 3.[1]	3	3	7	7	19	15	*21*		4
19. 3.[1]	3	3	5	17	*25*	24	9	1	
25. 3.[1]	8	15	14	30	29	*32*	15	7	9
5. 4.	10		18	*22*	12	19	16	2	10
6. 6.	19	21	25	27	25	18	*28*	11	16
7. 6.	25	23	32	32	32	38	*41*	18	24
8. 9.	6			25	*47*	30	26	5	8
9. 9.	19		28	*43*	33	33	27	14	
10. 9.	16		22	29	*32*	25	31	16	21

[1] Im Bienenraum durchgeführt.

einem Vergleich zwischen Natriumchlorid- und Kaliumchloridlösungen folgende Werte (Tabelle 6).

Von allen untersuchten Verbindungen kann also nur für Natriumchlorid eine deutlich positive Wirkung auf die Wasserannahme nachgewiesen werden. Sein entscheidender Einfluß läßt sich noch durch folgenden Versuch aufzeigen: In wechselnder Reihenfolge werden nacheinander destilliertes Wasser, Urin und Kochsalzlösung geboten. Da der Natriumchloridgehalt des Urins bestimmt wurde (Bryant, Sob, Phillips u. Blecha 1949), war ein genauer Vergleich mit einer Kochsalzlösung ebenfalls bekannter Konzentration möglich. Abb. 17 zeigt den Verlauf von drei Versuchen; sie zeigen, daß die Zahl der trinkenden Bienen tatsächlich gleich ist, wenn beide die gleiche Kochsalzmenge enthalten! Im Harn scheinen noch geringfügig hemmende Stoffe vorzukommen, die die Wirkung des Natriumchlorids mindern (Abb. 17). Für diese Hemmung dürfte in erster Linie der im Urin enthaltene Ammoniak verantwortlich sein (s. S. 173).

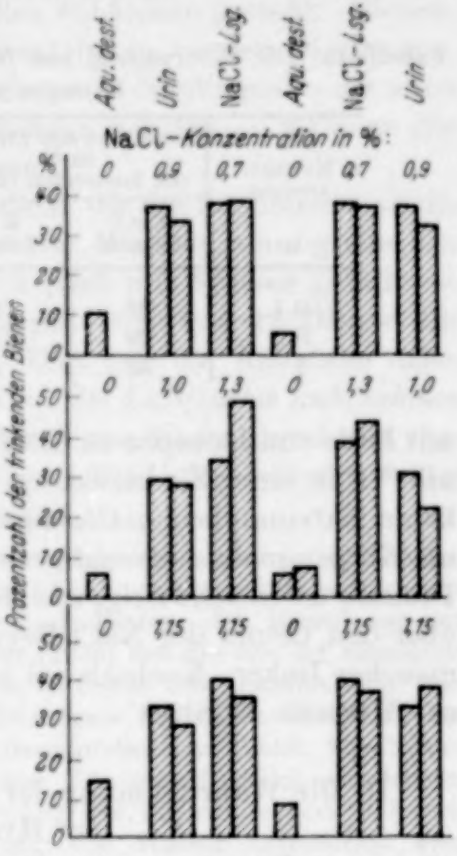


Abb. 17. Für zweimal 4 min wird den Bienen am Flugloch nacheinander destilliertes Wasser, Urin und Natriumchloridlösung geboten und die prozentuale Annahme ausgezählt. Dabei sind der NaCl-Gehalt von Urin und Kochsalzlösung bekannt, im dritten Versuch (unterste Reihe) zudem genau gleich

Weshalb die Bienen die Kochsalzlösungen bevorzugen, läßt sich noch nicht beantworten. Während Elser (1956) berichtet, daß die Bienen nach Zusatzfütterungen mit Mineralsalzen aktiver und langlebiger als normale Bienen waren, fand Maurizio (1946), daß mineralstoffrei gehaltene Bienen eine längere Lebensdauer besitzen. Die Menge des aufgenommenen Kochsalzes steht zeitweise sicher nicht in Beziehung zu einem tatsächlichen Bedarf. So trank ein mittelgroßes Volk im August 1960 bei sonst geringem Wasserbedarf von einer 77%igen Kochsalzlösung in 2 Tagen 69 ml, nahm also knapp 5 g Natriumchlorid auf. Dies entspricht der Kochsalzmenge, die in etwa 11 kg Pollen (sonst der Hauptquelle für Mineralstoffe) enthalten ist.

Nach Piscitelli (1959) besteht zwischen der Annahme von Ringer-Lösung und der Menge offener Brut ein deutlicher Zusammenhang. Die Bienen bevorzugten in meinen Versuchen aber Natriumchloridlösungen

auch im Spätherbst bei einem Zweiwabenvolk, das in völlig brutfreiem Zustand war. Ebenso bevorzugten sie Salzlösungen bei einer Überhitzung des Stockes, wenn sie die eingetragene Flüssigkeit also nicht für die Brutammen, sondern für die Temperaturregulierung benötigten. PISCITELLI versuchte die Bedeutung des verfütterten Natriumchlorids

Tabelle 6. *Die Bevorzugung von Natriumchloridlösungen gegenüber Kaliumchloridlösungen gleicher Konzentration*

Konzentration %	Annahme am Flugloch in % der kostenden Bienen		Konzentration %	Annahme am Flugloch in % der kostenden Bienen	
	NaCl-Lösung	KCl-Lösung		NaCl-Lösung	KCl-Lösung
0,1	22	19	3,3	25	0
0,3	29	13	10	31	0
1	32	5	gesättigt	16	0

mit Hilfe von Isotopen zu klären; sie verfütterte dazu Natriumphosphat mit ^{32}P in einer Zuckerlösung. Die Bienen sammeln aber von sich aus kaum Natriumphosphatlösungen; ferner müssen die verschiedenen Ionen im Körper nicht notwendigerweise miteinander weitergegeben werden. Deshalb ist es schwierig, aus ihren Ergebnissen eine gesicherte Aussage über den Grund der NaCl-Bevorzugung zu machen. Auch die Ansicht mancher Imker, Kochsalz sei ein Heilmittel gegen Nosema, trifft nicht zu (HIMMER 1928).

D. Die Wahrnehmung der Luftfeuchte und die Lokalisierung der Hygrorezeptoren

1. Über das erste Auffinden der Tränke durch die Bienen

Das Bienenvolk steht immer wieder vor der Aufgabe, Wasserstellen ausfindig zu machen. So etwa, wenn der Schwarm eine neue Wohnung bezieht oder wenn die gewohnte Tränke versiegt. Während der Winterruhe vergessen die Bienen ihre Tränke jedoch nicht (BUTLER 1940). Wir haben schon wiederholt auf die besondere Bedeutung des *ersten* Sammelfluges hingewiesen, den die Biene eines Volkes zu einem Trachtplatz ausführt, können doch durch den Werbetanz dieser einen Biene zahlreiche andere Sammlerinnen zu dieser Tracht geschickt werden. Ergänzend zu unseren Untersuchungen über die Tätigkeit der Wassersammlerinnen muß uns deshalb interessieren, welche Sinneseindrücke die Suchbiene zu einer neuen Wasserstelle leiten.

Daß die Bienen häufig an „übelriechenden" Wasserstellen anzutreffen sind, wurde schon angeführt. Zwar konnte gezeigt werden, daß die Geruchsstoffe für die Wasserwahl ohne Bedeutung sind, doch ist damit noch nicht gesagt, daß sie auch für die Anlockung unwichtig sind. Tat-

sächlich fliegen suchende Bienen eine übelriechende Tränke — und zwar wegen ihres Geruches — häufiger an als eine geruchsfreie. Dies läßt sich durch folgenden Versuch zeigen: Im Bienenraum werden zwei mit reinem Wasser bzw. Urin gefüllte Blechwannen aufgestellt; Drahtgaze bedeckt beide und hindert die Bienen, an den Flüssigkeiten zu saugen. Auf die Gitter wird jedoch ein mit Wasser gefülltes Schälchen gestellt. Bienen, die an einer der beiden Anordnungen Wasser trinken, werden abgefangen. In vier Beobachtungstagen ergab sich, daß von 57 Neulingen — die alten Wassersammlerinnen waren zuvor abgefangen worden — 80% an die nach Jauche duftende Wasserstelle flogen.

Es sind aber nicht nur Geruchsreize allein, die die Suchbienen an die Wasserfläche locken. Lassen wir bei unserer Wahlanordnung eine der Wannen leer — die Schälchen sind auch jetzt mit Wasser gefüllt —, geben in die andere aber Wasser, so fliegen 78% von 42 Bienen zur Tränke mit der größeren Wasserfläche. Dies legt die Annahme nahe, daß die Bienen *die über der Wasserfläche erhöhte Luftfeuchte wahrnehmen können*. Eine optische Wahrnehmung der Wasserfläche durch die engmaschige Drahtgaze ist nicht auszuschließen, ist jedoch — wie sich später zeigen wird — ohne Bedeutung (s. S. 180).

Zur Feuchtewahrnehmung liegen bisher nur wenige Angaben vor. Hertz hat 1934 ein eigenartiges Verhalten der Bienen in der Nähe einer Flüssigkeit beschrieben. Ihre Sammlerinnen streckten auf der Suche nach Futter „den Rüssel aus und züngeln damit in die Tiefe der Ritze". Hertz (1935) hat die von ihr vermutete Feuchtewahrnehmung weiter untersucht. Sie fütterte eine Sammelschar mit Zuckerwasser, das sie in einer großen, mit Drahtgaze bedeckten Glasschale bot und stellte nach einigen Stunden mehrere Glasnäpfchen zur Wahl. Die Bienen suchten nur an Näpfchen, die Wasser, Salzwasser, Zitronensaft, Milch oder feuchte Erde enthielten, während sie die gleichen Näpfchen, leer, mit Alkohol oder Glycerin beschickt, nicht beflogen. Die Wahrnehmung von Wasser untersuchte auch Ribbands (1935) mit einer Art Duftdressur.

Ein exakter Beweis, daß die Dressurergebnisse auf der Wahrnehmung von Feuchtefeuchte- und nicht der von Geruchsunterschieden beruhen, ist jedoch in beiden Fällen nicht erbracht worden. Es war deshalb erforderlich, die Existenz eines Feuchtesinnes, dessen Leistungsfähigkeit und schließlich die Lokalisierung der Hygrorezeptoren zu untersuchen.

2. *Die hygrotaktische Einstellung der Bienen in der Alternativkammer*

Zur Untersuchung des Feuchtesinnes bei *Arthropoden* wird meist die von Gunn u. Kennedy (1936) entwickelte Alternativkammer verwendet. Die ersten Versuche mit Bienen führte Verron (1955), jedoch mit nur geringem Erfolg aus; nur bei Gruppen von mehr als 10 Bienen stellte er eine leichte Bevorzugung der Trockenseite fest.

Für meine eigenen Versuche verwendete ich zunächst eine Alternativkammer von 25 cm Durchmesser und 5 cm Höhe (Abb. 18). In einem Abstand von 15 mm

von der Deckplatte ist ein Drahtnetz eingesetzt; damit die Tiere leichter zur Ruhe kommen, ist es notwendig dieses mit Spuren von Propolis zu überziehen (LAVIE u. ROTH 1953). Unter dem Gitter liegt eine unterteilte Petri-Schale, in deren Hälften Wasser bzw. konzentrierte Salzlösungen eingefüllt werden. Die Alternativkammer befindet sich in völliger Dunkelheit, nur zu den Ablesungen wird rotes

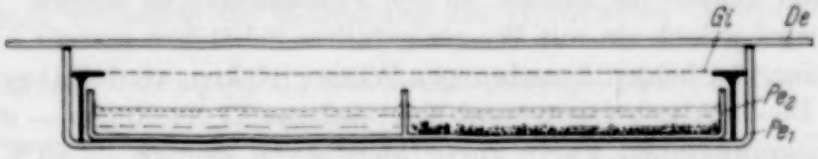


Abb. 18. Querschnitt durch die Alternativkammer: Pe_1 Petri-Schale von 25 cm Durchmesser und 5 cm Höhe, Pe_2 durch einen Steg unterteilte, etwas kleinere Petri-Schale mit Wasser und konzentrierte Salzlösungen in beiden Hälften, *Gi* mit Propolis überzogenes Gitter, *De* Deckplatte

Licht eingeschaltet. Die Versuche werden bei 25° C durchgeführt; Temperaturunterschiede zwischen beiden Seiten bleiben unter der von HERAN (1952) gefundenen Wahrnehmungsschwelle von 0,2° C. Für jeden Versuch werden 4—5 Bienen eingesetzt, denen die Flügel zu $^4/_5$ beschnitten waren; dies verhinderte einen zu schnellen Feuchteausgleich durch das Fächeln der Bienen.

Der Standort der Bienen wird von der 15. bis zur 90. Min nach dem Einsetzen in 5-min-Abständen abgelesen. Die Berechnung der Intensität der Reaktion erfolgt nach BENTLEY (1944) mit der Formel $J = \frac{100\ (F-T)}{N}$ wobei F die Zahl der Bienen auf der feuchten, T die auf der trockenen Seite und N die Gesamtzahl der eingesetzten Bienen, also $F + T +$ die auf einem 15 mm breiten Mittelstreifen befindlichen Bienen, darstellt. Negative Intensität bedeutet also Vorliebe für die trockene Seite.

Die Ergebnisse der Versuche sind in Tabelle 7 zusammengestellt. Sie zeigt, daß die Bienen in meiner verbesserten Apparatur auch in kleinen Gruppen eine klare Reaktion zeigen. Bei vier Feuchtepaarungen bevorzugten sie deutlich die trockenere Seite. Lediglich bei den geringen Unterschieden zwischen 93 und 98 % r. F. wird ihre Entscheidung unsicher.

Tabelle 7. *Intensität der Feuchtereaktionen in der Alternativkammer* (Feuchte in Prozent r. F. nach Hygrometermessungen)

Versuch Nr.	Intensität der Reaktion (negative Intensität = Aufenthalt in der trockenen Hälfte) bei den Feuchtepaaren					
	52 % gegen 52 %	41 % gegen 92 %	65 % gegen 94 %	77 % gegen 96 %	87 % gegen 98 %	93 % gegen 98 %
1	−37	−45	−29	−60	−51	− 1
2	−65	−49	−90	−83	−16	−19
3	+73	−14	−56	−52	−18	+ 1
4	+18	− 2	−67	−68	−34	− 7
5	−10	−10	−45	−75	−24	
6	+48	−18	−26	−72	−15	
7	−20	−25	−51	−62		
8			−55			
9			−53			
Mittel	− 1	−23	−52	−69	−26	− 7

3. Die Dressur auf Wasserschalen

Ich habe versucht, diese Ergebnisse durch Dressurversuche zu erhärten. Dazu verwendete ich in verfeinerter Form die Hertzsche Methode (vgl. S. 177).

Zur Dressur werden vier gleichartige Petri-Schalen von 12 cm Durchmesser aufgestellt. Jede der vier Schalen ist mit engmaschigem Drahtnetz überzogen, eine mit verdünnter Zuckerlösung bis knapp unter die Drahtgaze gefüllt. Eine Sammelschar von 5—10 markierten Bienen kann am Dressurtisch sammeln; dieser wird laufend gedreht, so daß die Bienen die Futterschale bei jedem Anflug in einer anderen Lagekombination auffinden. Jede halbe Stunde werden alle Schalengarnituren erneuert, um eine Markierung durch den Sterzelduft zu vermeiden. Nach 2 Std wird die Dressurplatte gegen eine gleichartige Versuchsplatte ausgetauscht, bei der drei Schalen leer sind, der Boden der vierten Schale jedoch mit Wasser bedeckt ist. Der Abstand zwischen Gitter und Wasserfläche ist so gewählt, daß die Bienen diese mit ihrem Rüssel nicht erreichen können. Während 5 min wird gezählt, wie oft sich die Bienen auf jedem der vier Gitter niedersetzen. Der Platz der Wasserschale ist in jedem Versuch verschieden und fällt nie mit dem letzten Platz der Futterschale zusammen. Im Anschluß an den Versuch wird erneut gefüttert und nach etwa 20 min ein neuer Versuch durchgeführt.

Tabelle 8 bringt die Ergebnisse von neun Versuchen. Die Bienen haben in allen Fällen die mit Wasser gefüllte Schale bevorzugt, sie also klar von den leeren Schalen unterschieden. Die Sammlerinnen zeigen

Tabelle 8. *Ergebnisse der Schalendressuren mit normalen Bienen auf destilliertes Wasser*

Protokoll-Nr.	Zahl der		Prozentualer Anteil der Anflüge auf			
	Bienen	Anflüge	Wasser	leer*	leer	leer
1	5	27	59,3	7,4	11,1	22,2
2	6	33	66,3	15,1	9,0	9,0
3	5	33	69,7	12,1	9,1	9,1
4	5	26	65,4	7,7	15,4	11,5
6	6	7	100	0	0	0
7	6	3	66,7	0	33,3	0
8	8	11	81,8	9,1	0	9,1
8a	6	35	62,9	17,1	14,3	5,7
9	7	13	76,9	0	7,7	15,4
Mittel aus 9 Versuchen			72,2	7,6	11,2	9,0

Das Sternchen kennzeichnet die Stelle, an der vor dem Versuch zuletzt gefüttert worden war.

beim Versuch ein charakteristisches Verhalten. Sie fliegen meist zuerst zur Schale, die auf dem letzten Futterplatz steht, merken meist noch vor dem Niedersetzen ihren „Fehler" und umfliegen die ganze Versuchsplatte. Sie fliegen dabei die Schalen möglichst in Gitterhöhe und entgegen der Windrichtung an.

Haben die Bienen die mit Wasser gefüllte Schale auf Grund der über ihr herrschenden erhöhten Luftfeuchte erkannt? Oder standen den Bienen noch andere Möglichkeiten zur Unterscheidung zur Verfügung? Es wäre denkbar, daß die Bienen trotz des engmaschigen Drahtgitters die Wasserschale *optisch* wahrgenommen haben. Um dies zu überprüfen, habe ich bei einigen Versuchen in eine der drei Kontrollschalen geruchloses Glycerin eingefüllt; die Dressur erfolgte jedoch in der oben beschriebenen Weise, also ohne Glycerin. Die Bienen unterschieden — wie Tabelle 9 zeigt — die Glycerinschale nicht von einer der leeren

Tabelle 9. *Ergebnisse der Schalendressur mit normalen Bienen auf destilliertes Wasser*

Protokoll-Nr.	Zahl der		Prozentualer Anteil der Anflüge auf			
	Bienen	Anflüge	Wasser	leer*	leer	Glycerin
54	10	76	52,6	32,9	6,6	7,9
55	5	12	83,4	8,3	8,3	0
56	6	49	57,2	22,4	10,2	10,2
57	6	59	57,5	15,3	15,3	11,9
Mittel von 4 Versuchen			62,7	19,7	10,1	7,5

Schalen. Weiter spricht gegen eine optische Unterscheidung, daß antennenlose Bienen die Wasserschale nicht mehr auffinden (s. S. 184). Weiterhin wäre möglich, daß das verwendete destillierte Wasser für die Bienen eine wahrnehmbare *geruchliche Markierung* aufwies, so daß die Bienen nicht auf hohe Luftfeuchten sondern auf diesen schwachen Geruch dressiert wurden und ihn im Versuch wieder erkannten. Um dies zu vermeiden benutzte ich in anderen Versuchen für Dressur und Versuch *verschiedene Wassersorten*. Dabei fütterte ich mit einer aus destilliertem Wasser hergestellten Zuckerlösung, bot aber im Versuch eine mit schwach duftendem Teichwasser gefüllte Schale an. Umgekehrt war in anderen Versuchen die Zuckerlösung mit Teichwasser zubereitet und im Versuch wurde destilliertes Wasser geboten. Bei beiden Versuchsreihen entschieden sich die Bienen klar für die mit Wasser gefüllte Schale; die Geruchsunterschiede hatten keinen Einfluß auf die Entscheidung der Bienen.

Damit erscheint es mir als erwiesen, daß die Orientierung der suchenden Bienen tatsächlich auf Grund einer Differenz der relativen Luftfeuchten erfolgte. Es gibt noch einen Beweis für diese Feststellung: Bei feuchtem Wetter, wenn also auch über den leeren Schalen eine hohe relative Feuchte herrscht, muß die Unterscheidung der Schalen schlecht oder ganz unmöglich werden. In einer späteren Versuchsreihe werde ich dies belegen (s. S. 183).

Als Nebenbefund sei noch auf folgendes Verhalten der Bienen hingewiesen. Wir haben sie bisher immer auf Wasser dressiert; in Kontrollversuchen ging ich der Frage nach, ob sie sich auch auf Trockenheit dressieren lassen. Wieder sind drei Petri-Schalen mit Drahtgaze überzogen: eine bleibt leer, bei zweien wird der Boden mit Wasser bedeckt. Auf den Drahtnetzen steht je ein kleines Futtergefäß von 1 cm Kantenlänge, das nur eine einzige enge Saugöffnung von 2 mm Durchmesser besitzt. Über den feuchten Petri-Schalen wird dieses Gefäß mit Wasser, über der trockenen Schale mit sirupöser Zuckerlösung gefüllt. Eine kleine Sammelschar wird zum Futtertischchen gelockt. In regelmäßigen Abständen wird die Dressurplatte gegen eine entsprechende Versuchsplatte ausgetauscht, bei der aber alle Futtergefäße leer bleiben. Die Bienen zeigen keinen Dressurerfolg. Sie haben auch nach mehr als 10stündiger Dressur nicht gelernt, über den trockenen Schalen zu suchen, während eine 2stündige Dressur auf Wasser schon vollen Erfolg hatte. Die Resultate, die mit Hilfe der Hertzschen Schalenmethode gewonnen wurden, scheinen nicht das Ergebnis einer Dressur zu sein. Vielmehr dürften die Bienen bei der Futtersuche spontan Stellen höherer Luftfeuchte aufsuchen, ein Verhalten, das zur Nahorientierung innerhalb der Blüte wohl dienen kann. So entschieden sich in 46 Versuchen die Bienen, die einige Male nach dem Durchkriechen eines 10 cm langen Glasrohres mit Futterteig gefüttert worden waren, nach dem Austausch dieses Rohres gegen ein Y-Rohr an der Gabelung stets für die Seite mit der höheren Luftfeuchte (Abb. 19).

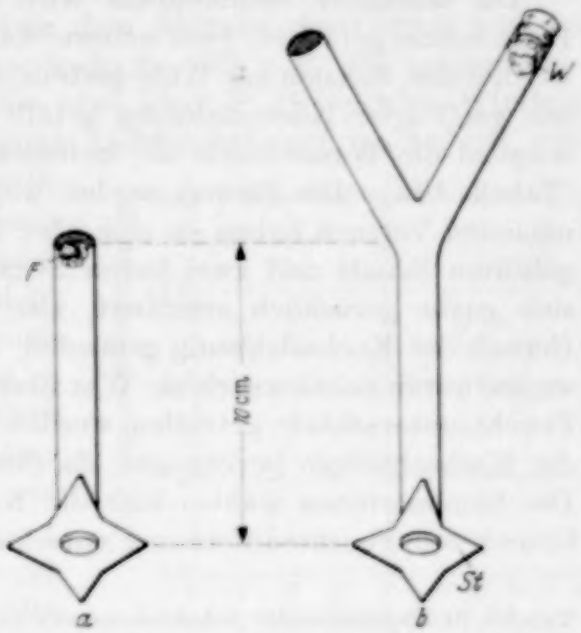


Abb. 19. Anordnung zur Spontanwahl der Bienen für verschiedene Luftfeuchte. Zuerst wird am Ende der Glasröhre *a* mit Futterteig *F* gefüttert. Diese Röhre wird nach einigen Sammelflügen gegen das Y-Rohr *b* ausgetauscht: ein Schenkel ist nur durch ein Gitter abgeschlossen, hat also normale Luftfeuchte, der zweite ist mit dem nassen Wattebauschen *W* abgeschlossen, hat also erhöhte Feuchte. Die Bienen suchen im feuchteren Schenkel. *St* farbiger Stern zur optischen Orientierung der anfliegenden Bienen

4. Die Leistungsfähigkeit der Feuchterezeption

Als nächstem gilt unser Interesse der Leistungsfähigkeit dieses Feuchtesinnes. Mit der oben beschriebenen Schalenmethode gelingt es, die Bienen auf geringe Feuchteunterschiede zu dressieren. Zunächst soll geprüft werden, ob die Bienen eine mit Wasser gefüllte Schale häufiger anfliegen als Schalen, die mit konzentrierten Salzlösungen gefüllt sind. Über letzteren wird die Feuchte zwar gegenüber der normalen Luftfeuchte erhöht, bleibt jedoch geringer als über der Wasserschale (siehe unten).

Natürlich dürfen nur Salzlösungen verwendet werden, die für die Bienen geruchsfrei sind. Ich habe deshalb die Lösungen über Aktivkohle stehen lassen und nach 12—18 Std abfiltriert. Sie waren dann für den Menschen geruchsfrei; daß dies auch für die Bienen zutraf, ergab sich aus Kontrollversuchen (siehe unten).

Die markierte Sammelschar wird auf einer mit Wasser gefüllten Petri-Schale gefüttert; zwei weitere Schalen bleiben leer. Beim Versuch werden drei Schalen zur Wahl gestellt, von denen eine mit Wasser, zwei mit gesättigter Kochsalzlösung gefüllt sind. Die Bienen fliegen überwiegend die Wasserschale an, unterscheiden die Schalen also deutlich (Tabelle 10a). Die Bienen werden weiter auf Wasser gefüttert; beim nächsten Versuch haben sie sich aber zwischen einer mit NaCl-Lösung gefüllten Schale und zwei leeren Schalen zu entscheiden. Hatten sie sich zuvor geruchlich orientiert, also einen für Bienen vorhandenen Geruch der Kochsalzlösung gemieden, so ist zu erwarten, daß sie jetzt an den leeren Schalen suchen. War aber die Entscheidung auf Grund der Feuchteunterschiede getroffen worden, dann müssen die Bienen jetzt die Kochsalzschale bevorzugen, da diese die höhere Feuchte aufweist. Die Sammlerinnen wählen klar die NaCl-Schale, haben sich also auf Grund von Feuchtedifferenzen entschieden (Tabelle 10b). Die Bienen

Tabelle 10. *Ergebnisse der Schalendressuren auf höhere Feuchte* (Dressur auf Wasser)

	Zahl der Versuche	Prozentualer Anteil der Anflüge auf die Schale mit		
a	11	Wasser 57,9	NaCl-Lösung* 19,3	NaCl-Lösung 22,8
b	6	NaCl-Lösung 58,6	leer* 22,3	leer 19,2
c	19	Wasser 57,2	KCl-Lösung* 25,9	KCl-Lösung 16,9
d	7	KCl-Lösung 68,4	leer* 18,7	leer 12,9
e	5	Wasser 35,8	KNO_3-Lösung* 36,7	KNO_3-Lösung 27,5

können die wassergefüllte Schale auch zwischen Schalen erkennen, die mit gesättigter KCl-Lösung gefüllt sind (Tabelle 10c, d), zeigen jedoch keine Bevorzugung der Wasserschale gegenüber mit gesättigter KNO_3-Lösung gefüllten Schalen (Tabelle 10e).

Damit lassen sich annähernd die Feuchteunterschiede feststellen, die die Bienen noch wahrnehmen können. In *geschlossenen Gefäßen* entwickeln sich über den Salzlösungen bei 20° C folgende relative Feuchten (JANISCH 1933):

H_2O	100% r. F.	KCl	87% r. F.
KNO_3	93% r. F.	NaCl	77% r. F.

Selbst bei völliger Windstille nimmt aber die Feuchte über den *offenen Schalen* mit dem Abstand von der Lösungsoberfläche rasch ab und nähert sich der Luftfeuchte. So betragen die Feuchteunterschiede zwischen Wasser und NaCl-Lösung maximal 23% r. F., in einem Abstand von 1—1,5 cm — also etwa dem Abstand des Gitters von der Flüssigkeitsoberfläche — aber nur mehr 8—10% r. F. Die entsprechenden Werte für KCl betragen 13 bzw. etwa 5% r. F. Bei leichtem Windzug tritt die Annäherung an die normale Luftfeuchte noch rascher ein, weshalb die Versuche nur bei Windstille durchgeführt wurden. Die Bienen konnten das Wasser noch von konzentrierter KCl-Lösung, jedoch nicht mehr von KNO_3-Lösung unterscheiden. Da sie diese Unterscheidung im freien Flug, knapp über den Gittern der Versuchsschalen trafen, hatten sie einen Feuchteunterschied von *höchstens 5%* noch erkannt.

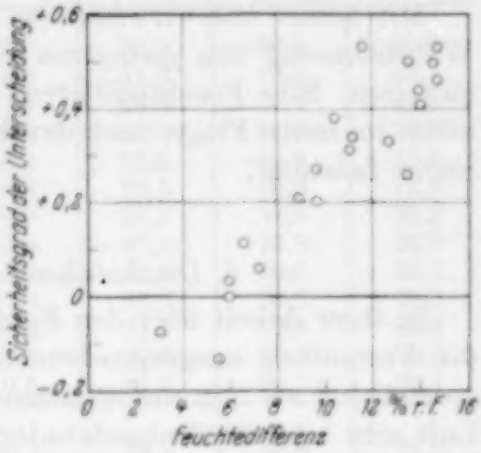


Abb. 20. Bienen können zwischen einer Schale mit gesättigter NaCl-Lösung und zwei leeren Schalen wählen; sie sind auf höhere Feuchte dressiert. Beträgt die Differenz zwischen allgemeiner Luftfeuchte und der Feuchte über der NaCl-Schale mehr als 8% r. F., dann erkennen sie die mit NaCl-Lösung gefüllte Schale und suchen an ihr (Näheres im Text)

In weiteren Versuchen habe ich der Sammelschar zwei leere Schalen und eine mit Kochsalzlösung gefüllte Schale *bei verschiedener Luftfeuchte* zur Wahl gestellt. Mit zunehmender Feuchte der umgebenden Luft wird der Unterschied zwischen leerer und mit Salzlösung gefüllter Schale immer kleiner und schließlich — bei einer Luftfeuchte von 77% r. F. — gleich Null. Die Unterscheidung muß gleichzeitig immer undeutlicher werden und schließlich überhaupt nicht mehr möglich sein.

Insgesamt habe ich bei Luftfeuchten zwischen 31 und 62% r. F. 21 Versuche durchgeführt. Ihre Ergebnisse sind in Abb. 20 in Abhängigkeit von der Differenz zwischen der allgemeinen Luftfeuchte und der Feuchte über der Schale mit Salzlösung (gemessen im Abstand des Drahtgitters) eingetragen. Der Sicherheitsgrad, mit dem die Unterscheidung der Schalen getroffen wird, sei dabei definiert als die Differenz zwischen der Zahl der Anflüge auf die Natriumchloridschale und der Anflüge auf die, nächst dieser am häufigsten beflogenen Schale dividiert durch die Gesamtzahl der Anflüge auf alle drei Schalen.

Diese Versuche ergaben, daß die Bienen die Wasserschale noch klar erkannten, wenn über ihr die Luftfeuchte um etwa 8% r. F. gegenüber der Umgebungsluft erhöht war (Abb. 20). Sie hatten also diese Feuchtedifferenz noch wahrgenommen.

Die häufig angewendete Methode, die gerade noch wahrnehmbaren Feuchteunterschiede mit der Alternativkammer festzustellen, ist nur bedingt zulässig.

Bei den Bienen ergab sich, daß die hygrotaktischen Einstellungen bereits bei Feuchteunterschieden von etwa 10% r. F. merklich nachließen und bei 5% r. F. völlig verschwanden (Tabelle 7). Daß die Bienen diese Differenzen in der Alternativkammer — in der die Bedingungen für die Hygrorezeption wesentlich günstiger sind als beim freien Flug über den Schalen — nicht mehr wahrnehmen können, ist allerdings damit noch nicht bewiesen. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß sie bei diesen Unterschieden nur keine Bevorzugung einer der beiden Feuchten mehr zeigten. Vergleichend sei erwähnt, daß bei anderen Arthropoden in der Alternativkammer noch Reaktionen bei Feuchteunterschieden von 0,1—0,5% auftraten (PERTTUNEN 1953, PIELOU u. GUNN 1940, LEES 1943, KNÜLLE 1961).

Mit keiner der verwendeten Methoden gelingt es bei Bienen, eine Wahrnehmung von geringeren Unterschieden als etwa 5% r. F. nachzuweisen. Eine Feuchtedifferenz von höchstens 10% können sie jedoch, selbst im freien Fluge, noch deutlich feststellen, eine gewiß bewundernswerte Leistung!

5. Die Lokalisation der Hygrorezeptoren

In ihrer Arbeit über den Feuchtesinn der Bienen hat HERTZ (1935) die Vermutung ausgesprochen, daß eines der Antennenorgane darauf spezialisiert sei, „in unmittelbarer Abhängigkeit von Wassergehalt der Luft sehr schnelle Zustandsänderungen durchzumachen, die als spezifische Nervenerregung weitergegeben werden können". Versuche, die diese Ansicht stützen könnten, wurden weder von HERTZ noch später durchgeführt. So schien es nunmehr wichtig, eine Überprüfung der Antennenhypothese vorzunehmen.

Von einer gut eingeflogenen markierten Sammelschar wurden die Bienen nacheinander mit einer Fangschere vom Futtergläschen abgefangen, und ihre Antennen mit einer Schere ganz oder teilweise abgeschnitten (v. FRISCH 1921). Nach der Kontrolle mit einer Lupe wurde die Biene wieder freigelassen. Etwa 80% der operierten Tiere setzten ihre Sammeltätigkeit fort. Die Sammelschar wurde weiterhin an einer mit Zuckerlösung gefüllten und zwischen drei leeren Schalen aufgestellten Petri-Schale gefüttert. Im Versuch hatten die Bienen zwischen einer mit destilliertem Wasser gefüllten und drei leeren, jeweils mit Drahtgaze überzogenen Schalen zu wählen.

Zunächst prüfte ich Bienen, bei denen beide Fühler vollständig abgetrennt worden waren. Wie die Versuche ergaben, waren die Bienen nun nicht mehr in der Lage, die Schalen zu unterscheiden (Tabelle 11). Sie beflogen vielmehr am häufigsten die Schale, die am Platz der letzten Fütterung stand. Wurde dagegen jeder Biene nur ein Fühler amputiert und eine aus solchen Bienen zusammengestellte Sammelschar geprüft, dann zeigte sich, daß sie ihre Entscheidungen etwa gleich gut trafen, wie mit zwei unverletzten Antennen (vgl. Tabelle 8). Auch mit nur einer halben Antenne wählten die Bienen sicher; das gleiche galt, wenn auf der einen Seite genau vier, auf der anderen Seite kein Geißelglied mehr intakt war. Schnitt ich aber eine Fühlergeißel so ab, daß nur die

drei proximalen Geißelglieder erhalten blieben und entfernte die zweite Geißel vollständig, so waren die Bienen unfähig, die Schalen zu unterscheiden (Tabelle 12). Ihre Reaktion verbesserte sich auch nicht, wenn die Versuche am nächsten oder übernächsten Tage wiederholt wurden.

Tabelle 11. *Ergebnisse der Schalendressur mit antennenlosen Bienen*

Protokoll-Nr.	Zahl der		Prozentualer Anteil der Anflüge auf			
	Bienen	Anflüge	Wasser	leer*	leer	leer
14	3	10	10,0	10,0	40,0	40,0
15	5	21	14,3	33,3	19,1	33,3
16	5	33	27,3	24,2	21,2	27,3
17	5	25	12,0	36,0	24,0	28,0
18	5	31	16,1	25,8	32,3	25,8
29	5	47	48,9	23,4	14,9	12,8
30	8	54	13,0	33,3	31,5	22,2
31	8	45	17,8	37,8	15,5	28,9
32	8	35	11,4	42,9	20,0	25,7
33	8	79	27,8	21,5	30,2	20,3
34	8	93	20,4	31,2	22,6	25,8
35	8	80	26,3	23,7	20,0	20,0
36	8	82	19,5	31,7	20,7	28,1
Mittel von 13 Versuchen			20,4	28,8	24,0	26,8

Tabelle 12. *Ergebnisse der Schalendressuren nach der Antennenamputation*

Erhaltene Geißelglieder		Zahl der Versuche	Prozentualer Anteil der Anflüge auf			
linke Antenne	rechte Antenne		Wasser	leer*	leer	leer
11	11	9	72,2	7,6	11,2	9,0
11	0	7	70,7	12,7	4,6	12,0
5—7	0	7	69,6	15,1	3,8	11,5
4	0	14	53,8	15,8	13,2	17,2
3	3	12	25,0	29,7	24,9	20,4
3	0	10	25,1	27,9	22,6	24,4
0	0	13	20,4	28,8	24,0	26,8

Hygrorezeptoren scheinen demnach nur auf den distalen acht Geißelgliedern vorzukommen. Es wäre natürlich möglich, daß auch auf den proximalen drei Gliedern einzelne Rezeptoren vorkommen, ihre Zahl jedoch zu gering ist, um eine deutliche Reaktion auszulösen. Sollte dies der Fall sein, dann wäre ein besseres Ergebnis zu erwarten, wenn beiderseits je drei Geißelglieder intakt sind, als wenn eine Antenne vollständig und die zweite bis auf drei Glieder entfernt wurde. Vergleichen wir aber die Prozentzahlen für 3 + 3 und 3 + 0 vorhandene Geißelglieder, so läßt sich kein Unterschied feststellen (Tabelle 12).

Damit hat sich ergeben, daß die Hygrorezeptoren der Biene auf den Antennen liegen, die proximalen drei Geißelglieder jedoch von ihnen frei

sind. Genau die gleiche Verteilung fand v. FRISCH (1921) bei seinen Untersuchungen über den Sitz des Geruchsinnes. Auch bei der Feuchtewahrnehmung hat sich kein Anhaltspunkt dafür finden lassen, daß Rezeptoren an anderen Körperstellen vorkommen.

Schlußdiskussion

Der Befund, daß Antennenorgane für die Feuchtewahrnehmung der Bienen verantwortlich sind, entspricht den bei anderen Insekten gewonnenen Ergebnissen (WIGGLESWORTH 1955, ANDERSEN u. BALL 1959); eine Ausnahme bildet Forficula (WEYRAUCH 1929). Daß der Schaft und die drei proximalen Geißelglieder für die Feuchtewahrnehmung ohne Bedeutung sind, war zu erwarten, tragen sie doch keine Sinnesorgane (v. FRISCH 1921, FRINGS 1944). Als Rezeptoren sind wahrscheinlich auszuscheiden die dickwandigen Tasthaare und die Sensillae ampullaceae, die dem vierten Geißelglied fehlen. Es bleiben also S. basiconicae, S. coeloconicae und S. placodeae.

Wie wirken überhaupt die Wassermoleküle auf die Rezeptoren? Sie könnten als Atmometer oder als Psychrometer arbeiten; im ersteren Falle würde die Austrocknung eine quantitative Änderung der chemischen oder physikalischen Struktur, im zweiten die Verdunstung in dünnen Membranen bei verschiedener Luftfeuchte eine verschieden große Abkühlung bewirken, die durch Thermorezeptoren festgestellt werden könnte. Bei beiden müßte die Reaktionsintensität dem Sättigungsdefizit folgen (PIELOU 1940). Die Messungen in der Alternativkammer deuten aber auf eine Zunahme der Reaktion mit der Annäherung an die Sättigungsfeuchte (Tabelle 7), selbst wenn die Differenz geringer wird. Dies deutet auf einen Zusammenhang mit der relativen Feuchte. Die rezipierenden Strukturen müßten danach wie hygroskopische Substanzen wirken (PIELOU 1940, PIELOU u. GUNN 1940, PERTTUNEN 1953, KNÜLLE 1961).

Durch die Hygrorezeption wird es den Suchbienen möglich, kleine Wasseransammlungen aufzufinden. Bei den natürlichen Tränken erleichtert eine geruchliche Markierung den Bienen das Auffinden. Weiterhin hat sich gezeigt, daß Stellen mit hoher Luftfeuchte auf die Bienen anlockend wirken, was wegen des hohen Wassergehaltes natürlichen Nektars durchaus sinnvoll ist. So kann eine Biene zufällig an einen Wasserplatz kommen und dabei zum Sammeln angeregt werden. So waren im Bienenraum Mohnblüten in einer enghalsigen Wasserflasche aufgestellt. Mehrere Bienen höselten den Pollen, der jedoch bald aufgebraucht war. Nun erschienen einige dieser Bienen am Wasser unter den Blüten und sammelten es tagelang; sie waren zu echten Wassersammlerinnen geworden.

Dieser Wechsel zwischen zwei Formen der Sammeltätigkeit, hier also zwischen Pollen- und Wassersammeln, entspricht den behandelten Übergängen vom Nektar- zum Wassersammeln und umgekehrt. Auch zwischen anderen Sammeltätigkeiten können Übergänge erfolgen, so zwischen Harz- und Nektar- oder Wassersammlern (Meyer 1954) oder zwischen Nektar- und Pollensammlern (Singh 1950, Ribbands 1953, Sakagami 1953). Eine altersgebundene Bevorzugung bestimmter Trachtarten ist nicht nachweisbar. Jedoch tritt eine Bindung an eine Sammeltätigkeit mit deren Dauer auf. Ein Wechsel zwischen zwei Trachtarten wird mit zunehmendem Sammelalter immer seltener. Das unterschiedliche Verhalten, das Wasser- und Nektarsammlerinnen eines Volkes gegenüber Wasser zeigen, ist als Gewöhnung an die bis dahin ausgeführte Tätigkeit zu verstehen. Das Verhalten der Neulinge liegt zwischen dem der spezialisierten Wasser- und Nektarsammlerinnen. Sie sammeln Zuckerlösung oder Wasser und können beides abwechselnd eintragen. Sammeln sie bereits längere Zeit die Zuckerlösung, dann lehnen sie Wasser entschieden ab. Die Bindung an Zuckerwasser erfolgt rascher und ist stärker als die an Wasser. Deshalb trinken die Nektarsammlerinnen nur selten Wasser, die Wassersammlerinnen dagegen fast immer eine Zuckerlösung; nur Wassersammlerinnen von sehr hohem Sammelalter lehnen bei normalem Wasserbedarf eine Zuckerlösung ab.

Ansonsten regeln der soziale Bedarf, sowie Menge und „Güte" des Angebotes die Sammeltätigkeit. Die Vorliebe der Bienen für Urin und Kochsalzlösungen ist auffallend, aber noch ohne Erklärung. Vergleichbare Versuche bei anderen Insekten sind selten. So fanden Weis (1930) und Eger (1937) bei einigen Lepidopterenraupen und -imagines die Bevorzugung von hochkonzentrierten Kochsalzlösungen, bei anderen aber heftige Ablehnung. Systematisch verwandte oder ökologisch ähnliche Arten verhalten sich verschieden. Imagines von Calliphora lehnen Salzlösungen ab (Haslinger 1935). Eine Bevorzugung von 1% Salzlösungen fand ich bei Formica rufa L. und Lasius niger L., eine Ablehnung salzhaltigen Wassers dagegen bei Gryllus domesticus und Blatta germanica. In welch großem Maße Geschmacksunterschiede des Wassers die Zahl der sammelnden Bienen und damit die Menge des in den Stock getragenen Wassers verändern, konnte deutlich gezeigt werden. Die von einem Volk eingebrachte Wassermenge ist also nicht nur von dessen Bedarf abhängig!

Da dieser Bedarf jedoch ein wichtiges regulierendes Prinzip darstellt, ist es notwendig, daß die einzelnen Bienen über ihn informiert sind. Wir konnten zeigen, daß sich bei Neulingen und Nektarsammlerinnen, denen Wasser geboten wird, jede einzelne Biene sofort über Annahme oder Ablehnung des Wassers entscheidet. Sie fliegt nicht mit einer Kostprobe zum Stock zurück, um festzustellen, ob Wasser derzeit gewünscht

wird. Galt bisher die Abgabezeit und damit die mehr oder weniger heftige Abnahme im Stock als das alleinige Verständigungsmittel über den Wasserbedarf, so muß dies nun ergänzt werden. Die Bienen wissen bereits ohne Nachfrage im Stock über den Wasserbedarf Bescheid. Selbstverständlich ist daneben auch die Abnahmezeit von Bedeutung. Nach der ersten Entscheidung „von sich aus" bestätigt oder korrigiert sie die getroffene Wahl und bildet damit eine doppelte Sicherung, die man so häufig in der Biologie findet. Da die Abnahmezeit im Gegensatz zur Honigblasenkonzentration schnell verändert werden kann, ist dadurch die Möglichkeit gegeben, eine notwendige Information sehr schnell weiterzugeben. Auf welcher Grundlage jenes eigene Wissen der einzelnen Wassersammlerin um den Wasserbedarf des Volkes beruht, ist in den wesentlichen Punkten nunmehr bekannt: Die Entscheidungen der Bienen stimmen mit der Konzentration des Honigblaseninhaltes überein. Zunehmender Wasserbedarf hat eine Eindickung, dies aber die Annahme von Wasser zur Folge. Umgekehrt bedeutet Verdünnung des Honigblaseninhaltes die Mitteilung, daß der Wasserbedarf gedeckt ist. Danach muß für eine Überhitzung des Stockes gefordert werden, daß zwischen der Konzentration des Honigblaseninhaltes von Bienen des überhitzten Gebietes einerseits und von den übrigen Bienen des Volkes andererseits starke Unterschiede auftreten. Diese lassen sich in der Tat nachweisen und bestätigen damit unsere Annahme.

Die unter den Bienen verteilte Zuckerlösung ist also für die Verständigung von großer Bedeutung. Dazu muß das Futter nicht nur von den Feld- an die Hausbienen sondern auch umgekehrt übergeben werden. Während ersteres durch radioaktive Futterbeimengungen eindeutig bewiesen wurde (NIXON u. RIBBANDS 1952), wird letzteres zum Teil bezweifelt (BUTLER 1957). Aber schon LINDAUER (1954) hatte beobachtet, daß die Wassersammlerinnen nach dem Entleeren der Honigblase den Rüssel bettelnd einer anderen Biene entgegenstreckten. Ich konnte die gleiche Beobachtung machen; ja selbst Nektarsammlerinnen, die eben eine Zuckerlösung in den Stock gebracht hatten, behielten nicht gleich für den nächsten Ausflug Proviant zurück, sondern gaben alles ab und bettelten dann bei einer anderen Stockbiene. BUTLER (1957) nimmt dagegen an, daß jüngere Trachtbienen die Verbindung zwischen den Haus- und den Sammelbienen herstellen; diese haben erst vor kurzem ihre Haushaltspflichten beendet und besitzen noch aus erster Hand Kunde vom Nahrungsbedürfnis ihres Volkes. Danach dürften aber ältere Feldbienen nur schlecht über den derzeitigen Zustand des Volkes informiert sein; ihnen wäre nur der Bedarf aus den letzten Tagen ihres Innendienstes bekannt. Dies scheint jedoch weder bei den Nektar- und Pollensammlern (RIBBANDS 1952) noch bei den Wassersammlern der Fall zu sein.

Zusammenfassung

1. Eine prinzipielle Scheidung der Sammelbienen eines Volkes in Nektar-, Pollen-, Wasser- und Kittharzsammlerinnen ist nicht möglich.

2. Bienen, die auf Wasser treffen und vor der Wahl stehen, dieses zu trinken oder nach dem Kosten abzulehnen, richten ihre Entscheidung nach den sozialen Bedürfnissen des Volkes. Neulinge, die durch tanzende Zuckerwassersammlerinnen zu einer Tränke geschickt werden, sammeln Wasser mit einer dem sozialen Bedarf entsprechenden Intensität. Eine Mitteilung über die Trachtart beim Tanz scheint demgegenüber von nur geringer Bedeutung zu sein.

3. Die Bienen sind jederzeit über den Wasserbedarf ihres Volkes informiert, also bereits bevor sie nach einem ersten Sammelflug die Abnahme im Stock kennen. Diese Information erfolgt durch einen ständigen Futteraustausch innerhalb des Volkes, durch den die Konzentration des Honigblaseninhaltes bei allen Bienen einander angeglichen wird. Zwischen dieser Konzentration und der Wasserannahme besteht ein Zusammenhang. Bei hohen und steigenden Konzentrationen trinken viele Bienen Wasser, bei niederen und fallenden Konzentrationen lehnen sie es meist ab. Bei längeren Hitzeperioden treten Abweichungen auf; deren Bedeutung für die Thermoregulation wird erörtert.

4. Bienen, die erst kurze Zeit eine bestimmte Trachtart sammeln, können leicht auf eine neue Sammeltätigkeit umgestimmt werden. So tragen Nektarsammler geringen Sammelalters auch Wasser, Wassersammler auch eine Zuckerlösung ein. Dieser Wechsel kann bei einer Biene in beiden Richtungen mehrfach wiederholt werden.

5. Im Gegensatz dazu zeigen Sammlerinnen, die länger eine bestimmte Tracht eintragen, eine mit der Zeit immer stärker werdende Bindung an diese. Nektarsammlerinnen lehnen dann Wasser entschieden ab, Wassersammlerinnen hohen Sammelalters können dagegen selbst bei fehlendem Wasserbedarf im Wahlversuch die Zuckerlösung nicht dem reinen Wasser vorziehen.

6. Die Bienen bevorzugen Tränken mit salz-, urin- oder jauchehaltigem Wasser. Die Vorliebe für Urin ist allein auf dessen Kochsalzgehalt zurückzuführen. Die im Urin enthaltenen Geruchsstoffe sind dafür ohne Bedeutung. Ammoniak wirkt sogar hemmend auf die Wasserannahme. Die geschmackliche Güte des Tränkewassers beeinflußt die eingebrachte Wassermenge. Von „wohlschmeckendem" Wasser tragen die Bienen bei gleichen Bedürfnissen des Volkes mehr ein, als von reinem Wasser.

7. Der uns meist unangenehme Geruch der von den Bienen bevorzugten Tränken wirkt auf Suchbienen anlockend und erleichtert ihnen das Auffinden von Wasserstellen. Weiterhin richten sich die Suchbienen nach Feuchteunterschieden der Luft und suchen an Stellen hoher Feuchte.

8. Die Hygrorezeption der Bienen wird überprüft. Bereits kleine Gruppen zeigen unter geeigneten Bedingungen in der Alternativkammer eine deutliche hygrotaktische Einstellung und bevorzugen die trockenere Seite. Die Intensität der Reaktion nimmt bei Annäherung der Feuchtepaare an die Sättigungsfeuchte auch bei geringer werdenden Differenzen zunächst zu, bei Unterschieden unter 10% r. F. wieder ab.

9. Bienen lassen sich auf gegenüber der Umgebungsluft erhöhte, jedoch nicht auf erniedrigte Feuchte dressieren. Bienen suchen bei der Futtersuche spontan Stellen höherer Feuchte auf. In zwei Versuchsreihen wird gezeigt, daß Bienen im Fluge noch Feuchteänderungen der Luft von etwa 5% r. F. sicher feststellen können.

10. Die Hygrorezeptoren befinden sich ausschließlich auf den acht distalen Geißelgliedern der Antennen. Besitzt die Biene noch ein einziges der mit Sinnesorganen besetzten Geißelglieder, dann ist sie noch in der Lage, Feuchteunterschiede wahrzunehmen. Verliert sie auch dieses Glied, dann geht dieses Vermögen verloren.

Literatur

ANDERSEN, L. W., and H. L. BALL: Antennal hygrorezeptors of the Milkweed bug Oncopeltus fasciatus (Dollos) *(Hemiptera, Lygaeidae)*. Ann. entom. Soc. Amer. **52**, 279—284 (1959).

ANGST, H.: 47. Jahresbericht über die vom Verein Deutsch-Schweizerischer Bienenfreunde errichteten apistischen Beobachtungsstationen pro 1931. Schweiz. Bienenztg, N.F. **55**, 95—103 (1932).

AUFSESS, A. v.: Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. Z. vergl. Physiol. **43**, 469—498 (1960).

BACK, E.: Einfluß der im Pollen enthaltenen Vitamine auf Lebensdauer, Ausbildung der Pharynxdrüsen und Brutfähigkeit der Honigbiene. Insect. sociaux **3**, 285—291 (1956).

BENTLEY, E. W.: The biology and behaviour of *Ptinus tectus* (Col.). J. exp. Biol. **20**, 152—158) 1944.

*BETTS, A. D.: in: Bee World **13**, 35 (1932).

BEUTLER, R., u. A. SCHÖNTAG: Über die Nektarabscheidung einiger Nutzpflanzen. Z. vergl. Physiol. **28**, 254—285 (1941).

*BOSSET, J.: in: La Belgique Apicole 1954.

BRYANT, J. M., V. IOB, C. L. PHILLIPS and E. E. BLECHA: Estimation of urinary sodium. J. Amer. med. Ass. **140**, 670—672 (1949).

BUTLER, C. G.: The choice of drinking water by the honeybee. J. exp. Biol. **17**, 253—261 (1940).

— The influence of various physical and biological factors of the invironment of honeybee activity. An examination of the relationsship between acitivity and nectar concentration and abundance. J. exp. Biol. **21**, 5—12 (1945).

— Die Honigbiene. Köln 1957.

BUTTEL-REEPEN, H. v.: Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915.

CHADWICK, C. P.: Ventilation. Amer. Bee. J. **62**, 158—159 (1922).

EGER, H.: Über den Geschmackssinn der Schmetterlingsraupen. Biol. Zbl. **57**, 293—308 (1937).

Elser, E.: Die Bedeutung des Mineralstoffwechsels für die Biene. XVI. Intern. Bienenzüchter-Congress Wien. Wien 1956.

Frings, H.: The loci of olfactory end-organs in the honey-bee, *Apis mellifera* Linn. J. exp. Zool. **97**, 123—134 (1944).

Frisch, K. v.: Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool u. Physiol. **38**, 1—68 (1921).

— Über den Geschmackssinn der Biene. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Geschmacks. Z. vergl. Physiol. **21**, 1—156 (1935).

— Duftgelenkte Bienen im Dienste der Landwirtschaft und Imkerei. Wien 1947.

— Aus dem Leben der Bienen. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. (Verständliche Wissenschaft.)

Frisch, K. v., H. Heran u. M. Lindauer: Gibt es in der „Sprache" der Bienen eine Weisung nach oben oder unten. Z. vergl. Physiol. **35**, 219—245 (1953).

Gerstung, F.: Der Bien und seine Zucht. Berlin 1926.

Greenwood, M.: On errors of randion sampling in certain cases not suitable for the application of a „normal" curve of frequency. Biometrika **9**, 69—90 (1913).

Gunn, D. L., and J. S. Kennedy: Apparatus for investigating the reactions of land arthropods to humidity. J. exp. Biol. **13**, 450—459 (1936).

*Harrison, C.: in: Bee World **13**, 44 (1932).

Haslinger, F.: Über den Geschmacksinn von *Calliphora erythrocephala* Meigen und über die Verwertung von Zuckern und Zuckeralkoholen durch diese Fliege. Z. vergl. Physiol. **22**, 614—640 (1935).

Heran, H.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (*Apis mellifica*) unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. Z. vergl. Physiol. **34**, 179—206 (1952).

*Herrod-Hempsall, W.: in: Brit. Bee. J. **59**, 248 (1931).

Hertz, M.: Zum Verhalten der Bienen gegenüber Blüten mit verborgener Nektarquelle. Biol. Zbl. **54**, 508—511 (1934).

— Eine Bienendressur auf Wasser. Z. vergl. Physiol. **21**, 463—467 (1935).

Himmer, A.: Fortschritte auf dem Gebiet der Bienenkunde und Bienenzucht. Erlanger Jb. Bienenk. **6**, 132—209 (1928).

Janisch, E.: Über die Methoden zur Konstanthaltung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit im biologischen Laboratoriumsversuch. In Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V., Teil 10/1. Berlin 1933.

Knülle, W.: Die Luftfeuchte-Unterschiedsempfindlichkeit der Mehlmilbe (*Acarus siro* L.). Z. vergl. Physiol. **44**, 463—477 (1961).

Kunze, G.: Einige Versuche über den Geschmackssinn der Honigbiene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **44**, 287—314 (1928).

*Landt, E.: Die Anwendung der refraktometrischen Methoden auf die Zuckeranalyse. Dtsch. Zuckerindustr. **61** (1936).

Lavie, P., et M. Roth: Sur le thermopreferendum et la production de chaleur chez les abeilles. Physiol. comp. oecol. **3**, 57—62 (1953).

Lindauer, M.: Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. Z. vergl. Physiol. **31**, 348—412 (1948).

— Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **34**, 299—345 (1952).

— Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **36**, 391—432 (1954).

Maurizio, A.: Kochsalzvergiftung bei Bienen. Schweiz. Bienenztg **69**, 358 (1946).

— Vitaminbeigaben zum Bienenfutter. Schweiz. Bienenztg **77**, 273—277 (1954).

MEYER, W.: Die Kittharzbienen und ihre Tätigkeiten. Z. Bienenforsch. **2**, 185 bis 200 (1954).

NIXON, H. L., and C. R. RIBBANDS: Food transmission in the honeybee community. Proc. roy. Soc. B **140**, 43—50 (1952).

ÖTTINGEN-SPIELBERG, TH. zu: Über das Wesen der Suchbiene. Z. vergl. Physiol. **31**, 454—489 (1949).

PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel.) Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).

PARK, W.: Water stored by bees. Amer. Bee. J. **63**, 348 (1923a).

— Behaviour of water-carriers. Amer. Bee J. **63**, 553 (1923b).

PERTTUNEN, V.: Reaction of diplopods to the relative humidity of the air. Ann. Zool. Soc. „Vanamo" **16**, 1—69 (1953).

PIELOU, D. P.: The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L., II. The humidity receptors. J. exp. Biol. **17**, 295—306 (1940).

PIELOU, D. P., and D. L. GUNN: The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L., I. The reaction to differences of humidity. J. exp. Biol. **17**, 286—294 (1940).

PISCITELLI, A.: Über die Bevorzugung mineralstoffhaltiger Lösungen gegenüber reinem Wasser durch die Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **42**, 501—524 (1959).

PREUSS, E.: Meine Bienenzucht-Betriebsweise und ihre Erfolge. Leipzig 1900.

RAYMENT, T.: Water in cells. Amer. Bee J. **63**, 135 (1923).

RENNER, M.: Über die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. Naturwissenschaften **42**, 539—540 (1955).

— Neue Versuche über den Zeitsinn der Biene. Z. vergl. Physiol. **40**, 85—118 (1957).

RIBBANDS, C. R.: Division of labour in the honybee community. Proc. roy. Soc. B **140**, 32—43 (1952).

— The behaviour and social life of honeybees. London 1953.

— The scent perception of the honeybee. Proc. roy. Soc. B **143**, 367—379 (1955).

RÖSCH, G. A.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **2**, 571—631 (1925).

SAKAGAMI, S. F.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Jap. J. Zool. **11**, 117—185 (1953).

SINGH, S.: Behaviour studies of honeybess in gathering nectar and pollen. Bull. Cornell agric. exp. Stat. **288**, 1—59 (1950).

SMALL, A. V.: Water in cells. Amer. Bee J. **62**, 272 (1922).

VERRON, H.: The réactions des abeilles á l'humidité. Insect. sociaux **2**, 57—62 (1955).

WEIS, I.: Versuche über die Geschmacksrezeption durch die Tarsen des Admirals. *Pyrameis atalanta* L. Z. vergl. Physiol. **12**, 206—248 (1930).

WERLE, E., u. H. SCHIEVELBEIN: Niere und Harn. In B. FLASCHENTRÄGER u. E. LEHNARTZ, Physiologische Chemie II b. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1957.

WEYRAUCH, W. K.: Sinnesphysiologische Studie an der Imago von *Forficula auricularia* L. auf ökologischer Grundlage. Z. vergl. Physiol. **10**, 665—687 (1929).

WIGGLESWORTH, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel 1955.

Die mit einem Sternchen * versehenen Arbeiten konnte ich nicht im Original einsehen.

Dr. HERBERT KIECHLE, München, Schellingstr. 67

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 193—226 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

FUNKTIONELLE MORPHOLOGIE, KINEMATIK UND HYDROMECHANIK DES RUDERAPPARATES VON *GYRINUS**

Von

WERNER NACHTIGALL

Mit 19 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. September 1961)

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung 193
II. Methodik 194
III. Funktionelle Morphologie der Ruderbeine 195
1. Form und Funktion der Beinglieder 195
2. Gelenke, Achsenlagen und Muskulatur 202
IV. Kinematik der Ruderbewegung 206
1. Analyse der Schlagphasen 206
2. Beschriebene Bahnen 214
V. Hydromechanik des Ruderapparates 216
1. Vortriebserzeugung und -verteilung 216
2. Wirkungsgrade des Beinruders 220
Zusammenfassung 224
Summary 224
Literatur 225

I. Einleitung

Der Taumelkäfer *Gyrinus natator* (L.) gilt als der „bestangepaßte" Wasserkäfer. Neben sinnesphysiologischen Besonderheiten — Ober- und Unterwassersehen mit zweigeteilten Augen, Orientierung zum Ufer mit der Wasseroberfläche aufliegenden Antennen — ist seine Lokomotionsform von besonderem Interesse. Der Käfer schwimmt meist in kreisförmigen Bahnen auf der Wasseroberfläche, besitzt die weitaus höchste Absolut- und Relativgeschwindigkeit (Geschwindigkeit pro Körperlänge) unter allen Wasserinsekten und bewegt seine Beine mit der außerordentlich hohen Frequenz von 50—60 Schlägen pro Sekunde, wobei die Mittelbeine stets mit der halben Frequenz der Hinterbeine schlagen. *Gyrinus* übertrifft damit den schnellsten Dytisciden gleicher Größe mehr als 4mal und erreicht die Flügelschlagfrequenz fliegender Insekten (Aeschna 20—30 Hz, Melolontha 45 Hz, Tipula 40—70 Hz). Muskelphysiologische und schwingungsdynamische Besonderheiten (Systemresonanz?) sind dabei wahrscheinlich. Die morphologische Grundlage für diese Lokomotionsform bieten die zu Ruderorganen extrem umgestalteten

* Die Arbeit wurde durch Sachbeihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

beiden letzten Beinpaare. Die Metapodien sind, wie gezeigt werden soll, wohl der beste nach dem Widerstandsprinzip arbeitende Vortriebsapparat, der im Tierreich verwirklicht ist. ROTH (1909), HATCH (1926), BOTT (1928) und WESENBERG-LUND (1943) haben sie beschrieben.

Sichere Aussagen über die „Anpassung" von *Gyrinus* lassen sich nur durch quantitative Untersuchungen seiner Schwimmdynamik machen. Dafür müssen zunächst die funktionelle Morphologie, Kinematik und hydromechanische Wirkungsweise des Ruderapparates selbst bekannt sein, die in dieser ersten Mitteilung quantitativ beschrieben und mit den bisher bei Wasserinsekten bekannten Gegebenheiten (NACHTIGALL 1960) verglichen werden.

II. Methodik

Für die morphologischen Messungen wurden die in einer Ebene fixierten Beine zum Nachzeichnen der Umrisse in 100facher linearer Vergrößerung auf Millimeterpapier projiziert. Der Abplattungsgrad konnte an dicken, im Auflicht ausgemessenen Wachsschnitten bestimmt werden; zur Präparation diente ein Zeiss-Epitechnoskop. Die Muskeln wurden mit Azan oder Methylenblau gefärbt. Die Wirkung einzelner Muskeln ließ sich durch Faradaysche Reizung verfolgen; dazu wurde die Reizspannung eines kleinen Elektrisierapparats über zwei dünne Metallelektroden äußerlich an die beiden Muskelansatzstellen gelegt.

Zur Registrierung der Beinbewegung verwendete ich Hochfrequenzfilme und Kurzzeitphotos, zur Beobachtung ein Stroboskop. Mit der Zeitlupe, einer 16 mm-Kamera eigener Konstruktion, konnten 800 Bilder/sec auf genommen werden; die Vorgänge ließen sich auch während der Aufnahme über einen Dauerreflexsucher verfolgen. Zur Zeitmarkierung diente eine Folge von Lichtblitzen konstanter Frequenz (100 Hz) auf dem Filmrand. Wegen der geringen Größe des Objekts (aufgenommene Fläche 35 bis 6 mm^2), der geringen Gesamtlichtstärke des optischen Systems (5 cm-Objektiv, Blende 8, Gesamtlichtstärke 1:30 bei Abbildungsmaßstab 4:1) und schließlich der Notwendigkeit der Auflichtbeleuchtung mußte eine Makrobeleuchtungseinrichtung höchster Leuchtdichte gebaut werden. Verwendung fanden zwei vollverspiegelte Niedervoltlampen Type 13113 c/04 (8 V, 50 W) von Philipps mit ellipsoidem Reflektor, in dessen einem Brennpunkt die Glühwendel stehen, die folglich im zweiten Brennpunkt außerhalb des Glaskolbens abgebildet werden. Die sphärische Vorderwand ist bis auf eine mittlere Klarstelle ebenfalls verspiegelt und wirft die auftreffenden Strahlen in ihren Mittelpunkt, den ersten Brennpunkt, zurück. Über zwei Wärmefilter wurden die beiden Lampen so an ein Mikroaquarium justiert, daß sich die beiden zweiten Brennpunkte deckten (s. Abb. 1). Auf diese Weise ließ sich auf einer Fläche von etwa 20 mm^2 eine enorme Leuchtdichte erzielen, so daß trotz einer Einzelbildbelichtungszeit von nur 0,5 msec gut auswertbare normalempfindliche Umkehrfilme verwendet werden konnten (Kodak Tri X, Ansco Ortho 17/10° DIN). Der Käfer wurde dorsal an ein Drehgestell fixiert und zur Aufnahme in das Mikroaquarium hineingeklappt. Die große Hitzeentwicklung der Speziallampen zwang zu einer Begrenzung der Aufnahmezeit auf 1 sec. Bei längerer Einwirkung traten gelegentlich abnorme Beinschläge auf. Unterschiede im Schlagmodus zwischen freischwimmenden und fixierten Tieren konnte ich dagegen nicht feststellen. Freischwimmende Käfer wurden gegen ein durchscheinendes Millimeternetz in einem 3×4 cm großen Mikroaquarium bei kombiniertem Durch- und Auflicht gefilmt. Für Kurzzeitphotos verwendete ich eine Praktica FX 3 mit Novoflex-Balgengerät und einen Blaupunkt Ultrablitz

(wirksame Blitzdauer 0,5 msec), als Stroboskop ein für Laryngoskopie entwickeltes Gerät der Firma Pfannenstiel, Regensburg (Maximalfrequenz 1000 Hz, Blitzdauer 20 μsec, Xenon-Hochdruckröhre). Die Einzelbildanalyse erfolgte unter stetem Vergleich mit Präparaten und Modellen mit einem 16 mm-Auswerteprojektor und dem Betrachtungsgerät Moviskop von Zeiss-Ikon. Zum visuellen Vergleich wurden zum Ring geklebte Einzelszenen bei 50—200facher Verlangsamung vorgeführt.

Die dynamischen Meßwerte wurden unter Beachtung der Reynoldschen Modellregel [Reynoldsche Zahl $Re = v \cdot l \cdot \nu^{-1} = \text{const.}$ (v = Strömungsgeschwindigkeit, l = Bein- bzw. Modellänge, ν = kinematische Zähigkeit des Mediums)] am 50fach linear vergrößerten verstellbaren Plexiglasmodell von genauer geometrischer Ähnlichkeit gewonnen. Die Beinmodelle wurden dabei an einer senkrechten Drehachse so befestigt, daß die Coxa-Trochanter-Gelenkachse mit dieser Drehachse zusammenfiel, und das Bein senkrecht dazu in einen laminaren Flüssigkeitsstrom konstanter Geschwindigkeit ragte. Das induzierte Drehmoment um die senkrechte Achse wurde auf der anderen Seite mit einer Federwaage ausgeglichen. Diese Anordnung erlaubt die Bestimmung der *bei der natürlichen Schlagbewegung* auftretenden Kräfteverhältnisse, da bei der gewählten Einspannung die Kraftübertragung Strömung→Beinmodell→Federwaage in gleicher Weise geschieht wie beim lebenden Tier die Kraftübertragung Muskeln→Bein→Wasser: die angeströmte Tibia z. B. induziert am Modell genau denselben Bruchteil der gesamten Widerstandskraft, den sie am lebenden Tier beim Ruderschlag dem Wasser mitteilen kann. Die umgekehrte Richtung ist hydrodynamisch bedeutungslos (s. Abb. 1).

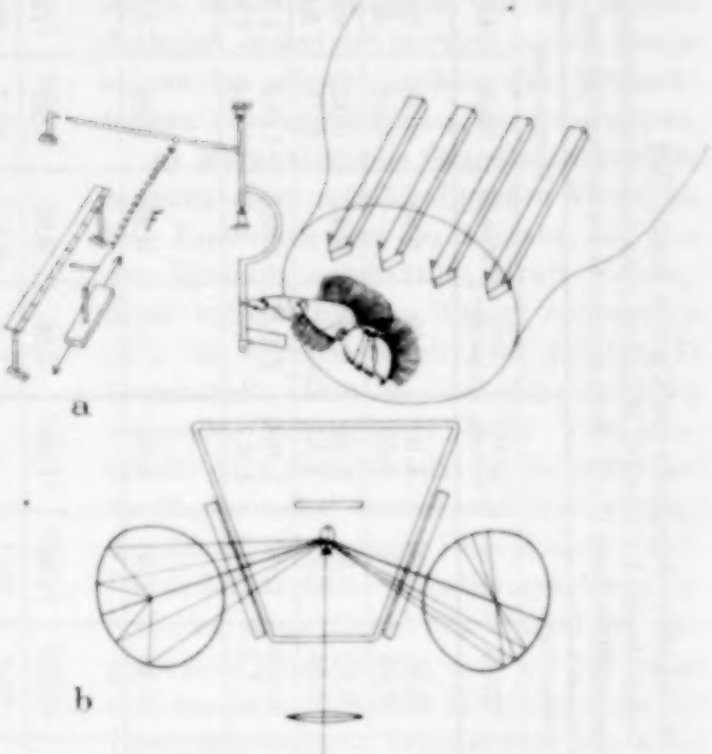


Abb. 1. a Schema der Beineinspannung im Strömungsapparat. Der aus der Düse kommende laminare Wasserstrom dreht das Bein um die senkrechte Achse; die Drehung wird mit der Feder *F* ausgeglichen. b Skizze der Aufnahmeküvette und Beleuchtungseinrichtung. Richtige Größenverhältnisse. Strahlengang in den vollverspiegelten Lampen: links Reflexion am rotationsellipsoiden Rückspiegel, rechts Reflexion am sphärischen Vorderspiegel. Objekt in den zweiten Brennpunkten. Wärmeschutzfilter punktiert

III. Funktionelle Morphologie der Ruderbeine

1. Form und Funktion der Beinglieder

Die Coxen sind mit dem Sternum gelenkig (Mesopodien) bzw. fest (Metapodien) verbunden; die Ruderfläche wird nur von den extrem verbreiteten und abgeflachten Femora, Tibien und Tarsen gebildet.

Tabelle 1. *Die geometrischen Größen der einzelnen Beinglieder von Gyrinus natator* (L.)
(Körperlänge = 5,50 mm). Tibia + Tarsus = Hauptruder. Normaldruck: 1—3 und 6: Beinglied ohne Schwimmblättchen; 7—12: Bein maximal gespreizt. Kursivdruck: 1—3 und 6: Beinglied mit Schwimmblättchen; 7—12: Bein maximal zusammengelegt (vgl. Abb. 2 und 3).

		Metapodium					Mesopodium				
		Trochanter	Femur	Tibia	Tarsus	Tibia + Tarsus	Trochanter	Femur	Tibia	Tarsus	Tibia + Tarsus
1	Länge des Beingliedes (mm)	0,45 —	0,75 —	0,65 *0,65*	0,90 *1,00*	1,50 *1,60*	0,40 —	0,65 —	0,55 *0,55*	0,60 *0,75*	1,00 *1,20*
2	Größte Breite des Beingliedes (mm)	0,14 —	0,37 —	0,53 *1,13*	0,55 *0,92*	0,55 *1,13*	0,19 —	0,32 —	0,35 *0,75*	0,22 *0,60*	0,35 *0,75*
3	Verhältnis Länge : Breite des Beingliedes (aufgerundet)	1:0,3 —	1:0,5 —	1:0,8 *1:1,8*	1:0,6 *1:0,9*	1:0,4 *1:0,7*	1:0,5 —	1:0,5 —	1:0,6 *1:1,4*	1:0,4 *1:0,8*	1:0,4 *1:0,6*
4	Abstand des proximalen Gliedendes vom Coxa-Trochanter-Drehgelenk (mm)	—	0,45	0,95	1,50	0,95	—	0,35	0,80	1,20	0,80
5	Abstand des Flächenmittelpunktes vom Coxa-Trochanter-Drehgelenk (mm)	0,25	0,65	1,35	1,80	1,50	0,20	0,60	1,25	1,50	1,30
6	Abplattungsgrad (= Verhältnis Breite : Dicke)	4,6:1 —	7:1 —	15:1 *30:1*	35:1 *65:1*	— —	5:1 —	6,5:1 —	10:1 *20:1*	25:1 *45:1*	— —
7	Fläche (Breitseite) des festen Beinglieds (mm^2)	0,043 *0,043*	0,184 *0,184*	0,268 *0,220*	0,33 *0,205*	0,598 *0,425*	0,045 *0,045*	0,145 *0,145*	0,135 *0,095*	0,11 *0,08*	0,245 *0,175*
8	Fläche der inneren Ruderblättchen (mm^2)	— —	— —	0,10 *0,0*	— —	0,10 *0,0*	— —	— —	— —	— —	— —
9	Fläche der äußeren Ruderblättchen (mm^2)	— —	— —	0,43 *0,04*	0,27 *0,025*	0,70 *0,065*	— —	— —	0,305 *0,020*	0,150 *0,007*	0,455 *0,027*
10	Gesamtfläche des Beingliedes (mm^2)	0,043 *0,043*	0,184 *0,184*	0,798 *0,260*	0,600 *0,230*	1,398 *0,490*	0,045 *0,045*	0,145 *0,145*	0,440 *0,115*	0,260 *0,087*	0,700 *0,202*

11 Verhältnis Festfläche: Fläche der Ruderblättchen	—	—	1:2 *1:0,18*	1:0,82 *1:0,12*	1:1,33 *1:0,15*	—	—	1:2,26 *1:0,21*	1:1,36 *1:0,09*	1:1,86 *1:0,15*
12 Größe des gesamten Beingliedes in Prozent der Festfläche (= 100%)	—	—	300 *118*	182 *112*	233 *115*	—	—	326 *121*	236 *109*	286 *115*
13 Verhältnis der festen Beinglieder maximal gespreizt : maximal zusammengelegt	1:1	1:1	1:0,82	1:0,62	1:0,71	1:1	1:1	1:0,7	1:0,73	1:0,72
14 Verhältnis der gesamten Beinglieder (einschließlich Schwimmblättchen) maximal gespreizt : maximal zusammengelegt	1:1	1:1	1:0,33	1:0,38	1:0,35	1:1	1:1	1:0,26	1:0,33	1:0,28

Tibien und Tarsen tragen außen Schwimmblättchen, die Metatibia auch innen. Die geometrischen Meßgrößen beider Beinpaare stehen in Tabelle 1 und 2. Sie sollen nun im Hinblick auf die Ruderfunktion diskutiert werden, wobei einige allgemeine schwimmechanische Betrachtungen vorweggenommen werden müssen.

a) Morphologische Grundlagen zur Erzeugung eines möglichst großen Vortriebs. Das Ruderbein hat die Aufgabe, die von den Muskeln entwickelte Kraft K möglichst vollständig dem Wasser mitzuteilen (K'). Im Wasser entsteht eine gleichgroße Gegenkraft. Ihre in Schwimmrichtung weisende Komponente heißt Vortriebs-(kraft) oder Schub(kraft) S. Sie wirkt auf die Ruder selbst zurück und beschleunigt den damit verbundenen Rumpf nach vorne. Die dabei erreichte Schwimmgeschwindigkeit c ist proportional der Wurzel der eingesetzten Muskelkraft; $c = n \cdot \sqrt{K}$ (n ist eine zusammengesetzte Konstante, die die Übergangsverluste beinhaltet). Mit einer gewissen Muskelkraft K kann der Käfer einerseits um so schneller schwimmen, je größer der Prozentsatz von K ist, der schließlich in S umgewandelt wird. Dieser Prozentsatz hängt erstens von der morphologischen Ausbildung und zweitens von der Schlagform des Ruderapparates ab. Andererseits ist die insgesamt dem Wasser mitteilbare Kraft (= der im Wasser induzierte Widerstand) $K' = m \cdot F \cdot v^2 = m \cdot F \cdot (\omega \cdot r)^2$ begrenzt durch die Größe der Schlagfläche F, ihren Drehabstand r und ihre Winkelgeschwindigkeit ω: bei kleinem ω, F, r können starke Schwimmmuskeln lokomotorisch gar nicht wirksam werden. Da ω einen muskelphysiologischen Grenzwert hat, kann für $\omega_{max} = \text{const.}$ dem Wasser eine große Kraft nur mitgeteilt werden 1. durch eine große Schlag-

fläche F, 2. durch einen großen Drehabstand r der Schlagfläche. Beides ist bei *Gyrinus* bis zum morphologisch möglichen Extrem eingetreten[1]. Die beiden Punkte werden durch folgende Gegebenheiten verwirklicht:

1. Große, dünne Festflächen. Bei Abplattungsgraden von 7:1 bis 35:1 ist jedes Beinglied bis auf $^4/_5$ seiner Länge verbreitert: $\text{Tibia}_{\text{III, II}}$[2]

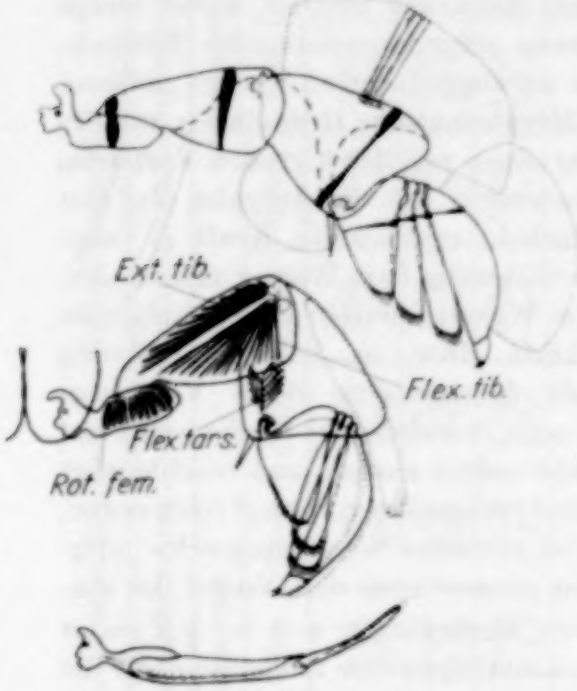


Abb. 2

Abb. 3

Abb. 2. Oben: Rechtes Metapodium während des Ruderschlags. Umrisse der Festglieder ausgezogen, Eindellungen für Gliedereinklappung gestrichelt, Schwimmblattflächen punktiert. Drei Schwimmblättchen im richtigen Größenverhältnis eingezeichnet. Abplattungsgrad an vier Profilquerschnitten verdeutlicht. Mitte: Linkes Metapodium beim Vorziehen. Bein- und Tarsusglieder eingeklappt, Schwimmblättchen angelegt. Muskelabkürzungen nach den Textbezeichnungen. Unten: linkes Metapodium beim Vorziehen. Von vorne gesehen (Stirnfläche dargestellt). Alle Skizzen im gleichen Maßstab

Abb. 3. Mesopodium. Legende wie bei Abb. 2. Mitte: Mesocoxa mit eingezeichnet. Im gleichen Maßstab gezeichnet wie Abb. 2

$1:0{,}8_{\text{III}}$ und $1:0{,}64_{\text{III}}$; Tarsus $1:0{,}6_{\text{III}}$. Damit ist seine Breitfläche gegenüber runden Beinen bis auf das fünffache vergrößert, der Schub der Beinfläche infolge des größeren Widerstandsbeiwerts c_w der abgeplatteten Glieder (c_w Kreiszylinder $l/d = 5:1 = 0{,}70$; c_w Kreisfläche $= 1{,}11$) sogar bis um das achtfache. *2. Tarsus spreizbar.* Die vier extrem abgeflachten Tarsenglieder ($35:l_{\text{III}}$ und $25:l_{\text{II}}$) — das 5. sitzt dem 4. als kleines

[1] Trotzdem wird die zur Verfügung stehende Muskelkraft K damit nicht vollständig ausgeschöpft: $K' < K$ [NACHTIGALL (1960), unveröffentlichte Versuche an Dytisciden und Gyriniden]. Auch beim schnellsten Schwimmen bleibt also noch eine Muskelkraftreserve, die mit den gegebenen Ruderorganen nicht verwertbar ist.

[2] Index III: 3. Beinpaar (Metapodium); Index II: 2. Beinpaar (Mesopodium).

bekralltes Anhängsel ohne Schwimmfunktion auf — sind begrenzt fächerförmig faltbar und vergrößern ihre Oberfläche beim Ruderschlag auf das 1,61fache$_{III}$ und 1,37fache$_{II}$. *3. Ausbildung von Schwimmblättchen.* Die Schwimmblättchen sind etwa 1 μ dünne, 30—40 μ breite und bis zu 400 μ lange (Seitenverhältnis$_{max}$ 1:15) Gebilde, die an den Schmalkanten von Tibia und Tarsus in einer Reihe eingelenkt sind und sich beim Ruderschlag bis zu einem Anschlag aufrichten. Sie stehen dann parallel zur Festfläche und radial zur jeweiligen Konturenkrümmung. Wesentlich ist, daß sie sich dabei mit den Längskanten überlappen oder doch berühren. Somit bilden sie keine Spaltfläche, sondern eine geschlossene Festfläche und vergrößern damit die feste Gliedfläche und — für gleichen Drehabstand — um den gleichen Betrag den dieser proportionalen Schub. Die resultierenden Werte sind sehr beträchtlich: der Tarsus wird um 82%$_{III}$ und 132%$_{II}$ vergrößert, die Tibia sogar um 200%$_{III}$ und 226%$_{II}$. *4. Hauptruderfläche distal verlagert.* Tibia und Tarsus bilden das eigentliche, funktionell zusammengehörige Ruderorgan. Sein Drehabstand ist mit 1,50$_{III}$ und 1,30$_{II}$ mm relativ groß gegen die gesamte Beinlänge von 2,25$_{III}$ und 1,80$_{II}$ mm, ebenso seine Gesamtfläche mit 1,40$_{III}$ und 0,70$_{II}$ mm^2 gegen die gesamte Beinfläche von 1,63$_{III}$ und 0,83$_{II}$ mm^2. Die Abplattungsgrade einschließlich Schwimmblättchen sind mit 20:1 bis 65:1 wesentlich größer als bei Trochanter und Femur, das Längen-Breiten-Verhältnis mit 1:0,8 bis 1:0,6 kleiner. Da beim Ruderschlag der Trochanter parallel, das Femur etwa 65° geneigt und nur Tibia und Tarsus senkrecht zur Strömung stehen, vergrößert sich das Flächenverhältnis (Tibia + Tarsus):(Trochanter + Femur) auf etwa 10:1$_{III}$ und 6:1$_{II}$. Wegen der geringeren Anströmungsgeschwindigkeit der proximalen Glieder muß das Schubverhältnis noch wesentlich größer sein. Somit können Trochanter + Femur nur als Gestänge für das eigentliche Ruderorgan betrachtet werden, an dem die Schwimmblättchen 57%$_{III}$ und 65%$_{II}$ der Gesamtfläche einnehmen.

b) Morphologische Grundlagen zur Erzeugung eines möglichst kleinen Rücktriebs. — Die Ruderbeine schlagen *unter Wasser zurück und vor.* Beim Ruderschlag wird der Rumpf nach vorne beschleunigt, beim Vorzug der Beine aber nach hinten. Ein Teil des Vortriebs V wird also durch den beim Vorziehen auftretenden Rücktrieb R vernichtet; damit wird der Wirkungsgrad $\eta = \frac{V}{V+R}$ des Ruderapparats verringert. Es muß somit R möglichst klein gehalten werden ($\eta \to 1$ für $R \to 0$), was nach obiger Gleichung durch kleine Werte von F, ω und r möglich ist. Die Breitfläche F stand beim Ruderschlag senkrecht zur Anströmungsrichtung, bildete also die Stirnfläche des Beins und erzeugte nur Druckwiderstand; beim Vorziehen läuft sie strömungsparallel und erzeugt mit ihrer Oberfläche nur Reibungswiderstand. Der Strömung ist jetzt die

Schmalkante zugewandt und damit die wesentlich kleinere Vorzugs-Stirnfläche F' ($F' \ll F$; s. Abb. 2 und 3). Der Gesamtwiderstand setzt sich also aus dem wesentlich kleineren Druckwiderstand *auf* die Stirnfläche F' und dem beim Ruderschlag zu vernachlässigenden, hier neu auftretenden Reibungswiderstand *längs* der Oberseite der Breitfläche F zusammen. Da schließlich bei *Gyrinus* ω beim Vorzug sogar ansteigt (s. unten), bleibt zur Erzielung günstiger η-Werte nur der Übergang von

Tabelle 2. *Die geometrischen Größen der Gesamtbeine von Gyrinus natator* (L.). (Körperlänge 5,50 mm). Normaldruck: Bein maximal gespreizt; Kursivdruck: Bein maximal zusammengelegt.

		Meta-podium	Meso-podium
1	Länge (mm)	2,25	1,80
2	Fläche (Breitseite) ohne Schwimmblättchen (mm²) .	0,825 *0,647*	0,425 *0,365*
3	Fläche mit Schwimmblättchen (mm²)	1,625 *0,717*	0,830 *0,392*
4	Verhältnis Festfläche: Fläche der Ruderblättchen . .	1:0,97 *1:0,11*	1:0,95 *1:0,07*
5	Größe des Gesamtbeins (einschließlich Ruderblättchen in Prozent der Festfläche (= 100%)	197 *111*	195 *107*
6	Stirnfläche (Bein von Schmalseite gesehen) bei maximaler Beugung (mm²)	0,10	0,065
7	Verhältnis Breitfläche: Stirnfläche	16,25:1 (!)	12,8:1
8	Verhältnis Stirnfläche des Käferrumpfes (= 4,17 mm²): Breitseite des Beinpaares	1:0,78	1:0,40
		insgesamt 1:1,16	

F auf F' (kleinerer Druckwiderstand), die Verkleinerung von F selbst (kleiner Reibungswiderstand) und schließlich die Verkleinerungen von r (wesentlich kleinerer Gesamtwiderstand). Diese drei Punkte werden durch folgende morphologische Gegebenheiten verwirklicht:

1. Kleine Stirnflächen. Die Stirnflächen F' der Gesamtbeine sind nur $0{,}10_{III}$ und $0{,}065_{II}$ mm² groß und verhalten sich damit zu den Breitflächen wie $1:16{,}25_{III}$ (!) und $1:12{,}8_{II}$. Diese außerordentlich günstigen Größenverhältnisse resultieren insbesondere durch das vollständige Anlegen der Schwimmblättchen. Die festen Beinglieder sind abgeflacht (7:1 bis $35:1_{III}$ und 6,5:1 bis $25:1_{II}$); ihre Querschnitte ähneln einem Tragflügelprofil (s. Abb. 2 und 3) und *weisen mit der „Flügelnase" in Vorzugsrichtung.* Damit werden kleinstmögliche Druckwiderstandsbeiwerte c_w erreicht. *2. Kleine Oberflächen.* Die Schwimmblättchen schmiegen sich beim Vorziehen an die Festfläche an und reichen nur wenig

darüber hinaus (s. Abb. 2 und 3). Damit werden die *Stirnflächen* beim *Ruderschlag* zwar enorm vergrößert, die *Ober*flächen beim *Vorzug* jedoch nur unwesentlich (Tibia + Tarsus Ruderschlag auf 233 $\%_{III}$ und 286 $\%_{II}$, Vorzug auf 115 $\%_{III}$ und 115 $\%_{II}$; Gesamtbein nur auf 111 $\%_{III}$ und 107 $\%_{II}$). Ferner werden die proximalen Enden der beiden letzten Beinglieder in distale Aussparungen des vorhergehenden Gliedes eingeklappt; die Tarsenglieder legen sich zudem noch fächerförmig zusammen. Auf diese Weise verkleinern die Tibien ihre feste Oberfläche auf 82 $\%_{III}$ und 70 $\%_{II}$, die Tarsen sogar auf 62 $\%_{III}$ und 73 $\%_{II}$. Das Gesamtruder (Tibia + Tarsus) verkleinert sich auf 71 $\%_{III}$ und 72 $\%_{II}$, also rund auf $^3/_4$ der maximalen Festfläche, bzw. auf 35 $\%_{III}$ und 28 $\%_{II}$, also gut $^1/_4$ der maximalen Gesamtfläche! *3. Hauptwiderstandsfläche proximal verlagert.* Tibia + Tarsus werden in der Hauptsache so vorgezogen, daß ihre gemeinsame Längsachse stets parallel zur Strömung bleibt. Damit verschwindet die Stirnfläche des distalsten Beinglieds (Tarsus); die Reststirnfläche des Ruders wird minimal; der gemeinsame Drehabstand ist 0,95 $_{III}$ und 0,80 $_{II}$ mm, also nur 63 $\%_{III}$ und 61 $\%_{II}$ des Abstands beim Ruderschlag.

e) Beingestalt und Ruderfunktion. Vergleich mit den Dytisciden. Einem Vortriebsmechanismus nach dem Widerstandsprinzip ist der Grundbauplan des Beines, also etwa Gliederung und Winkelbewegung vorgegeben. Die proximalen Teile schleifen der Ventralfläche entlang und besitzen geringe Absolutgeschwindigkeit. Deshalb eignen sie sich nicht als Ruder und funktionieren nur als Gestänge für die eigentliche Ruderfläche. Diese liegt außen, wo sie sich frei entfalten und die größte Schubkraft entwickeln kann. Das gleiche gilt für die Ruderblättchen, die außerdem durch ihre einseitig stärkere Anordnung eine Rolle beim automatischen Ausstrecken und Versteifen der Beinfläche spielen. Meso- und Metapodien sind, wie die Tabelle 1 und 2 zeigt, verschieden gestaltet. Die Gliedgröße (Breitseite) nimmt bei den Metapodien nach außen zu, bei den Mesopodien ab; der Anteil der Schwimmblättchen an der Gesamtfläche ist bei den Mesopodien (Tibia 70%, Tarsus 58%) sogar größer als bei den Metapodien als Hauptruder (Tibia 67%, Tarsus 45%). Der feste Mesotarsus ist wesentlich schmäler als der Metatarsus (Länge: Breite 1:0,37 $_{II}$ gegen 1:0,61 $_{III}$). Das läßt sich aus der verschiedenen Funktion der beiden Beinpaare verstehen. Die Metapodien sind reine Vortriebserzeuger, die Mesopodien zudem noch Steuer- und Greiforgane. Deshalb sind die Beinglieder noch nicht so extrem umgestaltet und damit für Nicht-Ruderfunktion unbrauchbar geworden: sie folgen noch dem Schema des „normalen" Insektenbeins, bei dem die Gliedgröße nach außen abnimmt; der Tarsus ist noch relativ lang und besitzt wohl ausgebildete Ungues. Bei den Metapodien nimmt dagegen die Gliedgröße im Dienste einer reinen Ruderfunktion nach außen zu; der Tarsus ist

angenähert kreisförmig und besitzt nur rudimentäre Ungues. Somit sind die schmäleren Mesopodien, die zudem nur mit halber Frequenz der Metapodien schlagen im Hinblick auf eine brauchbare Ruderwirkung mehr auf die Ruderblättchen angewiesen als die Metapodien, was sich in der relativ größeren Blättchenfläche äußert.

Im Vergleich mit den Dytisciden [*Acilius sulcatus* (L.) (NACHTIGALL 1960)] läßt sich folgendes herausstellen:

1. Die Abplattungsgrade sind bei *Gyrinus* groß und nehmen nach außen zu, bei *Acilius* klein und nehmen nach außen ab (Femur:Tibia:Tarsus bei *Gyrinus* 7:1; 15:1; $35:1_{III}$ und 6,5:1; 10:1; $25:1_{II}$ bei *Acilius* 4,2:1; 1,7:1; $1,4:1_{III}$ und 2,2:1; 1,6:1; $1:1_{II}$). Die Festflächen werden also im Vergleich zu den Schwimmhaarflächen bei *Gyrinus* mehr zur Vortriebserzeugung eingesetzt als bei *Acilius*.

2. Die festen Gliedflächen sind bei *Acilius* nach außen relativ wesentlich größer als bei *Gyrinus* (Femur:Tibia:Tarsus bei *Acilius* $1:1,9:3,9_{III}$ und $1:1,2:1,8_{II}$, bei *Gyrinus* $1:1,5:1,8_{III}$ und $1:0,93:0,76_{II}$. Der Metatarsus von *Acilius* besitzt die relativ weitaus größte Festfläche.

3. Der relative Anteil der Schwimmhaare ist bei *Acilius* bis auf den Metatarsus etwa gleich wie der relative Anteil der Schwimmblättchen bei *Gyrinus* (Tibia, Tarsus bei *Acilius* 69%, $83\%_{III}$ und 75%, $50\%_{II}$, bei *Gyrinus* 67%, $45\%_{III}$ und 70%, $58\%_{II}$). Der Metatarsus von *Acilius* besitzt die relativ weitaus größte Schwimmhaarfläche.

4. Somit sind bei *Acilius* und *Gyrinus* die Metapodien der Hauptschuberzeuger, jedoch ist das eigentliche Ruder bei *Acilius* allein der Metatarsus, bei *Gyrinus* Metatibia und Metatarsus zusammen.

5. Bei *Acilius* ist das Metapodium relativ lang und mäßig verbreitet; die Tarsenglieder sind mit stark zunehmendem Drehabstand der Länge nach aneinander geordnet. Bei *Gyrinus* ist das Metapodium relativ kurz und stark verbreitet; die Tarsenglieder sind mit wenig zunehmendem Drehabstand der Breite nach aneinander geordnet. Anscheinend kann eine hohe Schlagfrequenz muskelphysiologisch und schwingungsdynamisch am günstigsten mit relativ kleinem Ruderabstand arbeiten; eine große Schlagfläche wird dann besser durch Beinverbreiterung anstatt -verlängerung erzielt. (*Gyrinus:* Drehabstand des Ruderflächenmittelpunktes 1,50 mm, Frequenz 50 Hz, Produkt 75). Eine kleine Frequenz arbeitet besser mit großem Drehabstand (*Acilius:* Drehabstand des Ruderflächenmittelpunktes 10 mm, Frequenz 7 Hz, Produkt mit 70 etwa gleich groß). Beim Insekten- und Vogelflug gibt es Parallelen.

2. Gelenke, Achsenlagen und Muskulatur

a) Ausbildung der Gelenke und Muskeln. Das Metapodium ist ein teilweise automatisch sich einstellender Ruderapparat, d. h. die Strömungskräfte werden bei jedem Beinschlag in gleicher Weise für die Ein-

stellung der Gliedflächen ausgenutzt. Dementsprechend sind alle Gelenke funktionelle Scharniergelenke mit nur einem Freiheitsgrad, festen Gleitflächen und Anschlägen, die die von den auftretenden Kräften induzierten Momente abfangen und ein Überdrehen der Glieder verhindern. Kugelgelenke sind für diesen Bewegungstyp des Beines nicht geeignet; das bei den meisten Insekten vorhandene Kugelgelenk zwischen Sternum und Coxa ist bei *Gyrinus* bei den Mesopodien in ein begrenzt bewegliches Scharniergelenk umgewandelt, bei den Metapodien wegen der Verwachsung der Coxa mit dem Metasternum verschwunden. Wie bei den Dytisciden sind somit die verschiedenen Pleural- und Coxalmuskeln, die sonst bei den Insekten das Bein in *sehr verschiedene* Richtungen bewegen können, funktionell einem *einzigen* Beuger und Strecker gewichen. Dadurch ist eine nur in eine Richtung verlaufende, dafür aber sehr kraftvolle Bewegung möglich, da der verfügbare Muskelquerschnitt nur unter zwei, nicht unter viele funktionelle Muskelgruppen aufgeteilt werden muß. Reduktion der Muskelzahl, Vergrößerung des Muskelquerschnitts (≙ Muskelkraft), Scharniergelenke und teilautomatische Einstellung gehören also funktionell zusammen.

Abb. 4a—d. Gelenke am Metapodium von *Gyrinus*. a Coxa-Trochanter und Trochanter-Femur; b Trochanter-Femur; c Femur-Tibia; d Tibia-Tarsus. Drehbar eingelenktes Beinglied schraffiert. Gleitflächen weiß. Vergleiche Gleitflächen und Gestalt der zugehörigen Drehstücke hinsichtlich Exkursionsmöglichkeit und Anschläge. Erläuterung im Text

Das Coxa-Trochantergelenk ist ein extrem gut ausgebildetes Scharniergelenk und das eigentliche Drehgelenk des Beines. Der Trochanter dreht sich mit Chitinstiftchen in entsprechenden Höhlungen der Coxagabel (Drehachse in Abb. 4 mit + bezeichnet) und gleitet mit seinem Hals innen einem halbkreisförmigen Wulst und außen einer parallel verlaufenden halbmondförmigen Gleitfläche entlang; beide beschränken seine Bewegung streng auf die Frontalebene. Nach innen gabelt er sich in zwei Köpfe, an denen die beiden Muskelantagonisten ansetzen, median der Extensor trochanteris, lateral der Flexor trochanteris (vgl. Abb. 2). Gegen Überdrehung beim Ruderschlag ist das Bein durch einen einfachen Anschlag zwischen medianer Coxalwand und Trochanter gesichert, gegen Überdrehung beim Vorzug durch einen Anschlag zwischen lateraler Coxalwand und dem konkav gebogenen Trochanterhals und

zudem noch durch eine Pleuralfalte, an die die Femurvorderkante anstößt. Die Gelenke Femur-Tibia und Tibia-Tarsus sind prinzipiell gleichartig aufgebaut, wenn auch wesentlich zarter. Im Femur liegen die flachen Bündel des Extensor und Flexor tibiae, in der Tibia der große Flexor tarsalis, der mit seiner Sehne bis ins Krallenglied zieht.

Abb. 5. Einlenkung der Schwimmblättchen in den Chitinkammern der Tibia- und Tarsuslängskanten. Oben: maximal gestreckt, unten: mehrminder abgebeugt. Drehachse gestrichelt. Die Basen überlappen sich; die Blättchen können sich über die Kammerwände schieben. Nähere Erklärung im Text

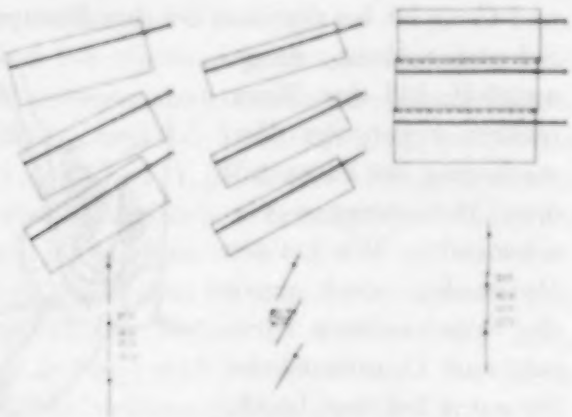


Abb. 6. Schematische Darstellung der Spreizvorgänge bei den Schwimmblättchen. Drehachsen stark ausgezogen. Siehe den Text

BOTT (1928) will auch einen kleinen Extensor tarsalis nachgewiesen haben. Die Tarsalglieder sind einseitig flügelartig verbreitet und überdecken sich; die Intertarsalgelenke liegen eng nebeneinander am Außenrand. Sie sind lockere Scharniergelenke, die den Gliedflächen ein spielkartenartiges Zusammenschieben, aber auch eine gewisse jalousieartige Verdrehung erlauben. Ihre Bauweise ermöglicht die automatische Einstellung der Tarsenfläche beim Ruderschlag.

Die selbsttätige Arbeitsweise der Ruderblättchen wird durch eine besonders eigenartige Einlenkung zur Beinfläche ermöglicht. Die Lateralkanten von Tibia und Tarsus sind in zwei parallel verlaufende Chitinfalten ausgezogen, von denen die beim Ruderschlage frontal weisende breit, kräftig und glattrandig ist, die kaudal weisende nur halb so breit und zarter ist und einen gebuchteten Rand besitzt. Der langgestreckte Zwischenraum ist durch leicht gebogene Chitinspangen gekammert. In jeder Kammer sitzt ein Ruderblättchen. Es endet proximal asymmetrisch in einen gerundeten und abgebogenen Hohlzapfen, der unter der Ausbuchtung der kaudalen Chitinfalte in eine dünne Gelenkhaut kugelig eingelagert ist. Wenn die Schwimmblättchen beim Vorzug angelegt sind, steht der basale Zapfen allseits frei (s. Abb. 5, unten). Beim Ruder-

schlag dreht der Strömungsdruck jedes Blättchen zunächst gegen die breit ausladende glattgerandete Frontallamelle, die als gemeinsames Widerlager fungiert und die Blättchen in eine Ebene fixiert. Da sie aber unsymmetrisch eingelenkt sind, werden sie zudem einseitig stärker abgebeugt (vgl. Lüftungsklappen bei einem Ventilator!). Dadurch drehen sie sich etwas um ihre exzentrisch verlagerte Längsachse (in Abb. 5 oben eingezeichnet) und stehen nun jalousieartig schräg. Dabei entsteht aber eine Seitkomponente der Schubkraft, die alle Blättchen in die gleiche Richtung bewegt, in der Orientierung der Abb. 5 nach oben. Sie schleifen dann mit ihrer Basis der Innenseite der Frontallamelle entlang, bis sie mit dem leicht konvex gebogenen Außenteil des Zapfens an die in genau entsprechender Weise konkav gebogene Kammerwand

Tabelle 3. *Maximale Exkursionsfähigkeit eines Beinglieds in seinem proximalen Gelenk*

	Coxa	Trochanter	Femur	Tibia	Tarsus
Mesopodium	25°	200°	60°	90°	30°
Metapodium	—	170°	70°	130°	60°

anstoßen und so — von der Strömung nach hinten und oben fixiert — verharren. Die Kammerung ist so angeordnet, daß sich die Blättchen in dieser Stellung mit ihren Schmalkanten etwas übereinanderschieben und somit — abgesehen von den Distalenden — eine einheitliche, spaltlose Ruderfläche bilden. Die gesamten Einstellvorgänge laufen in 1—2 msec ab (!) In Abb. 6 sind sie schematisch dargestellt. Prinzipiell gleichartig geschieht das Schließen der Tarsenglieder zu einer einheitlichen Ruderfläche.

b) Lage der Drehachsen und mögliche Gliedstellungen. Die Stellungen und Bahnen der Beinglieder im Dienste der Ruderfunktion werden durch die gegenseitige Lage der Gelenkdrehachsen und ihre zeitliche Veränderung bestimmt, die Extremstellungen durch die Exkursionsfähigkeit zweier aneinandergelenkter Glieder. Die letzteren sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Demnach sind die maximalen Exkursionswinkel der distalen Glieder beim Metapodium stets größer; dafür kann das Mesopodium als ganzes weiter ausgelenkt werden und durch die ± bewegliche Coxa in verschiedene Schlagebenen gedreht werden (zusätzliche Greif- und Steuerfunktion!). Für die Lage der Drehachsen beim Metapodium und ihr Funktionsprinzip gilt in erster Näherung folgendes (s. auch Abb. 2): 1. Die Coxa-Trochanterdrehachse steht senkrecht zur Ventralfläche des Rumpfes. Die Femur-Trochanterdrehachse steht parallel zur Femurbreitfläche und senkrecht zur Trochanter-Coxadrehachse. Beide stehen in einer Ebene. 2. Die Femur-Tibiadrehachse steht parallel zur

Tibia-Tarsusdrehachse; beide stehen in einer Ebene senkrecht zu den Breitseiten. Das heißt: Die Schlagebene verläuft parallel zur Ventralseite des Rumpfes. Die Breitseiten von Femur, Tibia und Tarsus sind in einer gemeinsamen Ebene fixiert, die parallel zur Schlagebene steht (Vorzug, Anströmung von der Schmalkante) und im Trochanter-Femurgelenk senkrecht zur Schlagebene aufgekippt werden kann (Ruderschlag; Anströmung von der Breitseite). Tatsächlich kann das Femur gegen den Trochanter nur um maximal 70° aufgeklappt werden; die beiden distalen Achsen sind aber in gleicher Richtung um weitere 20° versetzt, so daß die Hauptschlagfläche beim Ruderschlag schließlich recht genau senkrecht zur Schlagebene steht.

Für das Mesopodium gilt prinzipiell das gleiche, nur sind die Versetzungen der distalen Glieder und damit die schraubige Drehung des Beines größer; zudem ist die Coxa etwas beweglich. Ihre Drehachse steht 55° zur Medianen geneigt und kann sich bis zu 25° aus ihrer scharnierartigen Einlenkung ins Mesosternum herausklappen. Damit kann die Beinschlagebene eine verschiedene Lage zur Ventralseite des Käfers bekommen, was für die Steuerung wichtig ist, bildet aber mit der Medianen stets einen Winkel von 55°.

IV. Kinematik der Ruderbewegung

1. Analyse der Schlagphasen

An Hand der kinematischen Kurven der Abb. 13 und 17 und der Phasenzeichnungen der Abb. 7, 8 und 9 sei nun der zeitliche Ablauf der Metapodienbewegungen während eines gesamten Beinschlags beschrieben. In Abb. 10, 11 und 12 sind kurze Streifen von 16 mm-Zeitlupenaufnahmen zum Vergleich reproduziert. Die Mesopodien bewegen sich ähnlich, nur hat die von ihren Gliedlängsachsen überstrichene Fläche eine andere räumliche Lage. Da sie eine wesentlich geringere Ruderfunktion haben, werden ihre Abweichungen im einzelnen nicht genannt. Der Metapodienschlag läßt sich in drei etwa gleich lange Phasen unterteilen: a) Eindrehen in Ruderstellung, b) Ruderschlag, c) Vorziehen.

a) Eindrehen in Ruderstellung. Das vorgezogene Bein liegt mit seiner Breitseite der Ventralfläche des Rumpfes flach an, im Femur-Tibiagelenk bis auf 80° eingeklappt (Abb. 13, Kurve 4, Bildnummer 4, im folgenden abgekürzt 4,4. Die Bildnummern der Abb. 7—9 bezeichnen die gleichen Phasen). Als Vorbereitung zum Ruderschlag muß es ausgestreckt und mit seiner Breitfläche senkrecht zur Anströmungsrichtung gedreht werden. Diese Einstellbewegungen beginnen stets mit einer Streckung der Tibia gegen das Femur (4,4—6). Währenddessen ist die Schlaggeschwindigkeit gleich 0 (1,4—6; 2,4—6), das Femur liegt unverändert glatt der Ventralwand an (3,4—6), der Tarsus klappt dagegen bis zur äußerst möglichen Stellung gegen die Tibia ein (4a, 4—6).

Seine Glieder sind dabei maximal spielkartenartig übereinandergedreht, so daß sein Querschnitt den kleinsten Wert erreicht (5a, 4—6). Die Schwimmblättchen sind unverändert glatt angelegt (5, 4—6). Die Phase

Abb. 7. Schlagphasen des Metapodiums I: Vorziehen. Oben: Ventralansicht, Mitte: Kaudalansicht, unten: Lateralansicht. Die Zahlen entsprechen den Bildnummern der Abb. 13. Zeichnung zur räumlichen Vorstellung der Schlagstellungen im Vergleich mit den Kurven der Abb. 13 und den Bahnen der Abb. 14—16

Abb. 8. Schlagphasen des Metapodiums II: Eindrehen in Ruderstellung. Vgl. Legende der Abb. 7 und den Text

dauert bis hierher knapp 3 msec. Erst nachdem die Tibia fast vollständig ausgeklappt ist und damit die Schlagfläche weit von der Medianen weggedreht hat [großer Drehabstand r (s. oben)], beginnt das Femur sich gegen den Trochanter aufzukippen (3, 7—8) und dreht so die damit fest gekoppelte Tibia-Tarsus-Schlagfläche um etwa 70° in Arbeitsstellung [Anströmung von der Breitseite, große Schlagfläche F (s. oben)].

Gleichzeitig wird das Bein langsam zunehmend nach hinten beschleunigt (2a, 6—8), legt aber nur wenige Winkelgrade (1, 6—8) mit geringer Geschwindigkeit (2, 6—8) zurück. Die geringe Anströmung genügt, den Tarsusfächer in 3 msec maximal sich entfalten zu lassen; die Schwimmblättchen ordnen sich mit den oben beschriebenen Einstellbewegungen in etwa 2 msec zu einer zusätzlichen geschlossenen Schlagfläche an (5, 6—8). Damit steht schon *ganz zu Beginn des Ruderschlags* die *maximale Schlagfläche F* zur Verfügung. Beide Ausbreitungsbewegungen geschehen rein passiv durch den langsam zunehmenden Strömungsdruck, da ein Tarsenstrecker höchstens rudimentär vorhanden ist, und da die Ruderblättchen überhaupt keine Muskeln besitzen. Auch die restliche Spreizung der Tibia gegen das Femur (4, 8—10) ist strömungsbedingt.

b) Ruderschlag. Das so eingestellte Bein wird nun nach hinten gedreht. Die Anstellwinkel Trochanter-Femurbreitseite und Tarsus-Tibiavorderkante bleiben dabei konstant (3, 8—14; 4a, 8—14), d. h. das Gesamtbein bleibt senkrecht zur Anströmung gestellt, der Tarsus bleibt maximal abgespreizt. Auch der Tarsenquerschnitt und die Schwimmblättchenlage verändern sich nicht mehr (5, 8—14; 5a, 8—14). Allein die Tibia und damit das gesamte Ruder wird langsam gegen das Femur geklappt. Der neuen Lage der Drehachse entsprechend (etwa senkrecht zur Lage bei Phase 1) dreht sich damit das gesamte Ruder langsam zunehmend *nach unten* (4, 8—14). Dies ist auch aus der Lage der von seinen Längsachsen beim Schlag beschriebenen Flächen gut zu ersehen (siehe Abb. 14—16). Die Bahnform hat Einfluß auf den Vortrieb. Der Schlagwinkel nimmt mehrminder gleichförmig ab (1, 8—14), d. h. die Schlaggeschwindigkeit bleibt nach anfänglicher Zunahme angenähert konstant (durchschnittlich 16 Winkelgrade/msec; 2, 10—13 etwa abszissenparallel), und die Beschleunigung ist gleich 0 (2a, 10—13 flache Nullstelle). Erst ganz am Ende des Ruderschlags wird die Beingeschwindigkeit rasch auf Null abgebremst (2, 13—14; 2a, 13—14). Somit bleibt neben der Schlagfläche F und dem Drehabstand r auch die Winkelgeschwindigkeit ω während des Ruderschlags über lange Zeit groß, was eine große Widerstandskraft $K' = m \cdot F \cdot (\omega \cdot r)^2$ bedeutet, die den Rumpf nach vorne beschleunigt. Die Ruderschlagphase dauert 6 bis 7 msec; bei einem Gesamtschlagwinkel von 120° legt der Schlagflächenmittelpunkt somit 6,3 mm zurück, was einer Geschwindigkeit von 1050 mm/sec entspricht.

c) Vorziehen. Zu Ende des Ruderschlags steht das Femur etwa parallel zur Medianen, das Hauptruder etwa senkrecht dazu und parallel zur Dorsoventralachse [s. Nr. 1 (12) von Abb. 7 (9)]. Das Femur wird nun wieder nach vorne gedreht; das Ruder muß sich flach gegen die Ventralseite anlegen. Dies wird teils aktiv, teils passiv bewirkt: Die Ausklappung des Femur gegen den Trochanter geht in 2 msec zurück

(3, 1—3). Damit wird die Femur- und die starr angekoppelte Ruderbreitseite wieder parallel zur Ventralfläche gelegt (würde das Femur nicht gleichzeitig nach vorne bewegt, so stünden danach das Femur parallel zur Medianachse, das Ruder senkrecht dazu und parallel zur Lateralachse). Diese Bewegung überlagert sich der Vordrehbewegung des Femur (1, 1—3) und der Einklappung der Tibia (4, 1—3), so daß sich

Abb. 9. Schlagphasen des Metapodiums III: Ruderschlag. Vgl. Legende der Abb. 7 und den Text

das Ruder auf einer gekrümmten Bahn (s. Abb. 16) „wedelnd" der Bauchseite anschmiegt, wobei es stets von der *Schmalkante* her angeströmt wird und schließlich *parallel zur Medianen* zu stehen kommt. Das für geringstmöglichen Rücktrieb so wesentliche Anlegen des Ruders an die Ventralfläche wird dadurch unterstützt, daß das Ruder — infolge seiner Massenträgheit und mitgenommen von der Nachströmung — aus der Stellung 12 passiv weitergedreht wird. Das so angelegte Bein wird nun insgesamt nur von der vorderen Schmalkante angeströmt (rücktriebserzeugende Fläche F' minimal). Die Tibia hat sich weit gegen das Femur eingeklappt (4, 1—4), und auch der Tarsus beginnt gegen die Tibia einzuklappen (4a, 1—4). Sein Querschnitt verkleinert sich (5a, 1—4) und die Schwimmblättchen sind angelegt (5, 1—4). Somit ist auch der Drehabstand r minimal. Die Winkelgeschwindigkeit ω der Vorzugbewegung ist dagegen außerordentlich groß und übertrifft die des Ruderschlags um die Hälfte ($\omega_{\perp}$ Ruderschlag $= 20^0$/msec; $\omega_{\perp}$ Vorzug $= 30^0$/msec). Damit vergrößert sich der Rücktrieb; das wird jedoch offensichtlich mit der Verkleinerung von F und r mehr als ausgeglichen. Die Schlagfrequenz wird

durch die Vergrößerung der Vorzugsgeschwindigkeit um 20% gesteigert. Die Vorzugsphase dauert insgesamt nur 4 msec; die maximale Winkelgeschwindigkeit ω_{max} übertrifft die des Ruderschlags um mehr als 100%, die maximale Beschleunigung um mehr als 300%; Maximalbeschleunigung und Maximalvergrößerung des Vorzugs sind gleich groß, jedoch ist die Verzögerungszeit kürzer.

Vergleich mit den Dytisciden. Die Metapodienschläge von *Gyrinus* und *Acilius* haben manche kinematische Ähnlichkeiten, unterscheiden sich aber in folgenden Punkten: 1. *Acilius* schlägt nach hinten, *Gyrinus*

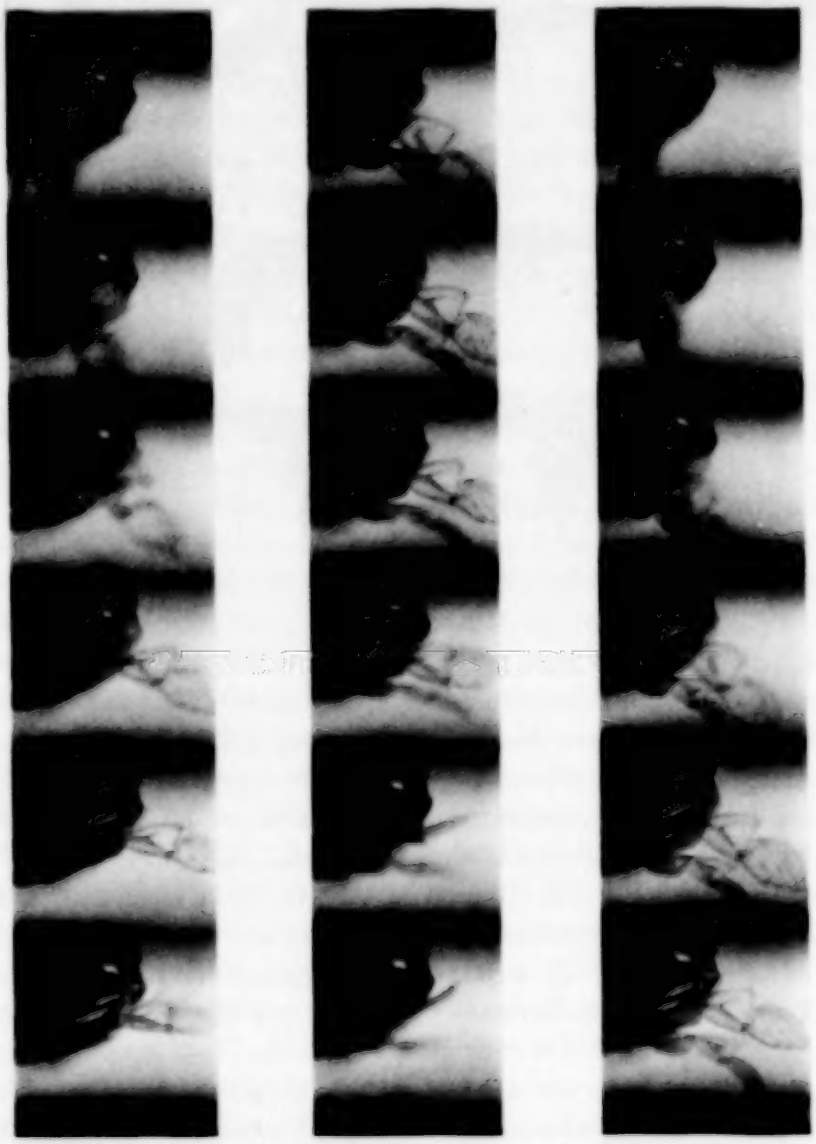


Abb. 10. Reproduktion von 16 mm-Zeitlupenstreifen. Aufnahmefrequenz: 800 Bilder pro Sekunde. Größe der aufgenommenen Fläche: 10 mm², Schärfentiefe: 0,5 mm. *Streifen jeweils von unten nach oben zu betrachten.* Rechte Beine, von kaudal gesehen. Schwimmblättchen wegen hellen Hintergrunds nicht sichtbar. Links: Metapodium Ruderschlag. Mitte: Metapodium, Eindrehen und Ruderschlag mit folgendem Mesopodiumschlag. Rechts: Metapodium, Ruderschlag mit folgendem Mesopodiumschlag. Vergleiche den Text

nach hinten-unten (Ruderabbiegung, s. oben). 2. Bei *Acilius* ist die Ruderschlagszeit etwas kürzer als die Vorzugszeit, bei *Gyrinus* die Vorzugszeit um die Hälfte kürzer als die Ruderschlagzeit. 3. Bei *Acilius* geschieht das Ausstrecken der Schlagfläche in Ruderstellung zum größeren Teil passiv durch den Strömungswiderstand, bei *Gyrinus* überwiegend aktiv durch den Extensor tibiae. 4. Bei *Acilius* geschieht das

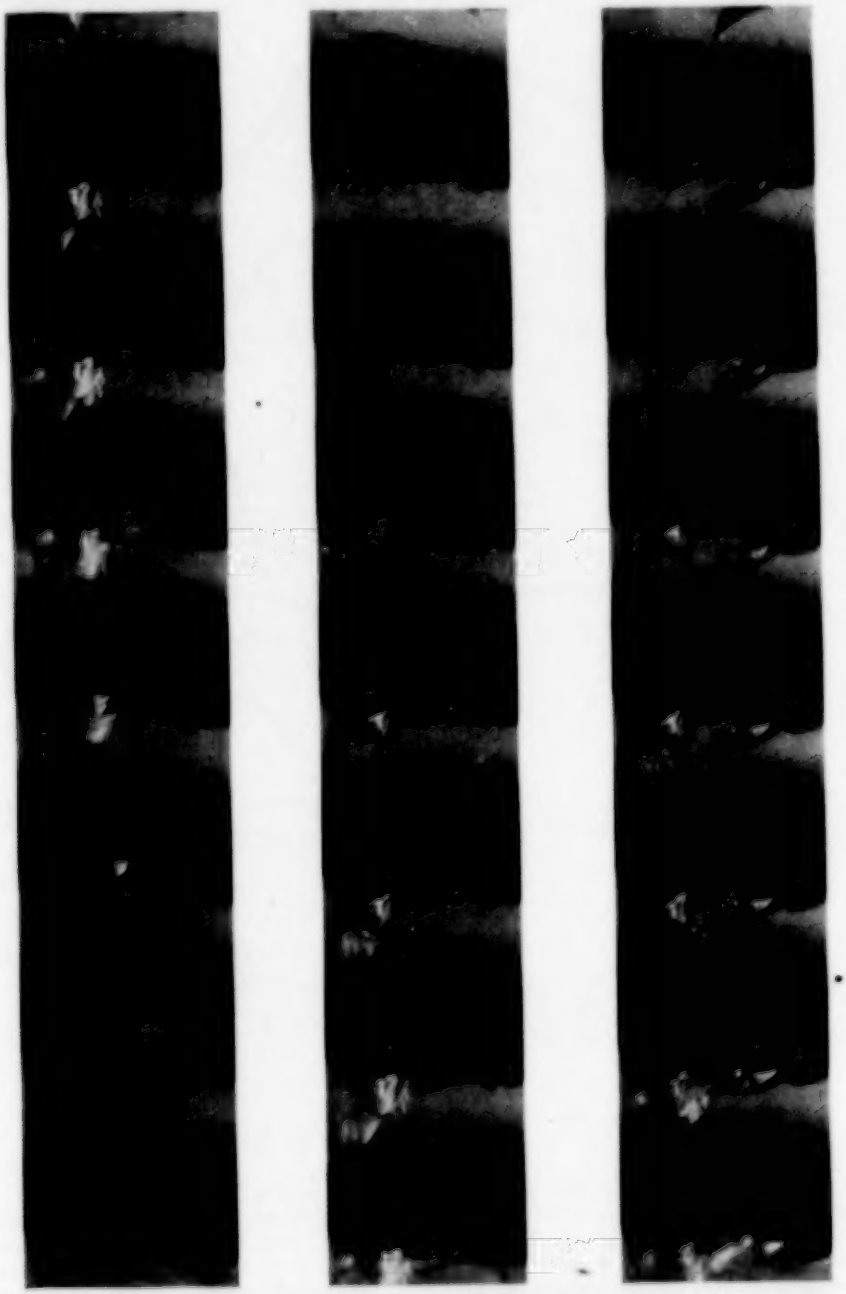


Abb. 11. Rechte Beine, von lateral gesehen. Schwimmblättchen wegen dunklen Hintergrunds zum Teil sichtbar (Auflicht). Links: Metapodium, Ruderschlag. Mitte: Metapodium, Ende des Ruderschlags und Beginn des Vorziehens; Mesopodium bewegt sich halb so schnell wie Metapodium. Vergl. Legende von Abb. 10 und den Text

Aufklappen der Ruderfläche senkrecht zur Strömung rein passiv durch die unsymmetrisch angeordneten Schwimmhaare, bei *Gyrinus* überwiegend aktiv durch den Rotator femoris. 5. Bei *Acilius* ist die Zeit für das Eindrehen in Ruderstellung relativ kurz; die Schlagfläche richtet sich allerdings erst während des ersten Schlagdrittels — automatisch durch den Strömungsdruck — in Arbeitsstellung auf. Bei *Gyrinus* ist die Eindrehzeit relativ sehr lang; die Schlagfläche wird durch zwei Muskeln

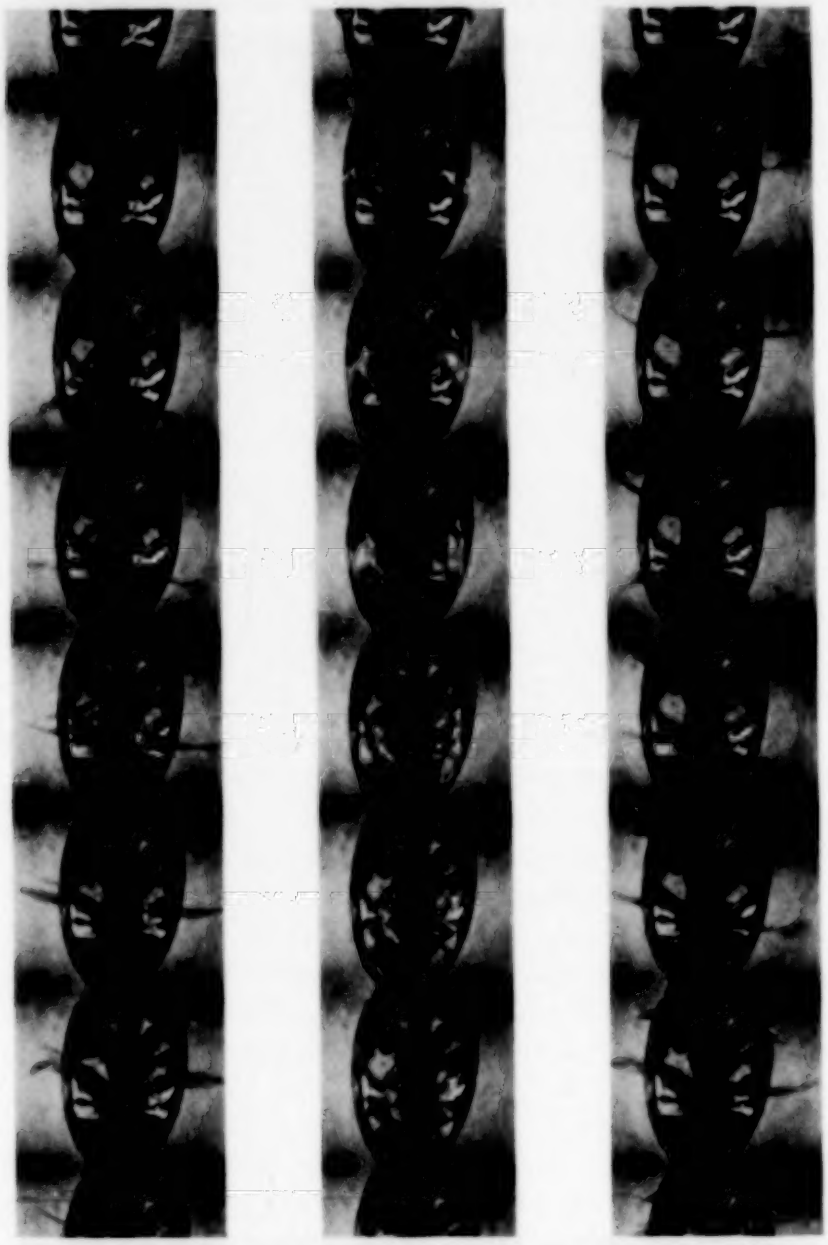


Abb. 12. *Gyrinus* von ventral gesehen. Abdomen nach unten weisend; Größe der aufgenommenen Fläche 28 mm². Auflicht. Links: Metapodien Eindrehen und Ruderschlag, Mesopodien Ruderschlag, früher beginnend. Mitte: Metapodien Vorzug, Mesopodien Vorzug, später endend. Rechts: Metapodien Ruderschlag, Mesopodien Eindrehen und beginnender Ruderschlag. Vergl. Legende der Abb. 10 und den Text

eingestellt und steht dafür schon ganz zu Beginn des Beinschlages in Arbeitsstellung. 6. Das *Acilius*bein ist somit bei einfacherer Kinematik ein überwiegend passiv sich einstellendes Ruderorgan geringerer Wirksamkeit, das *Gyrinus*bein bei komplizierterer Kinematik ein überwiegend aktiv einzustellendes Ruderorgan großer Wirksamkeit.

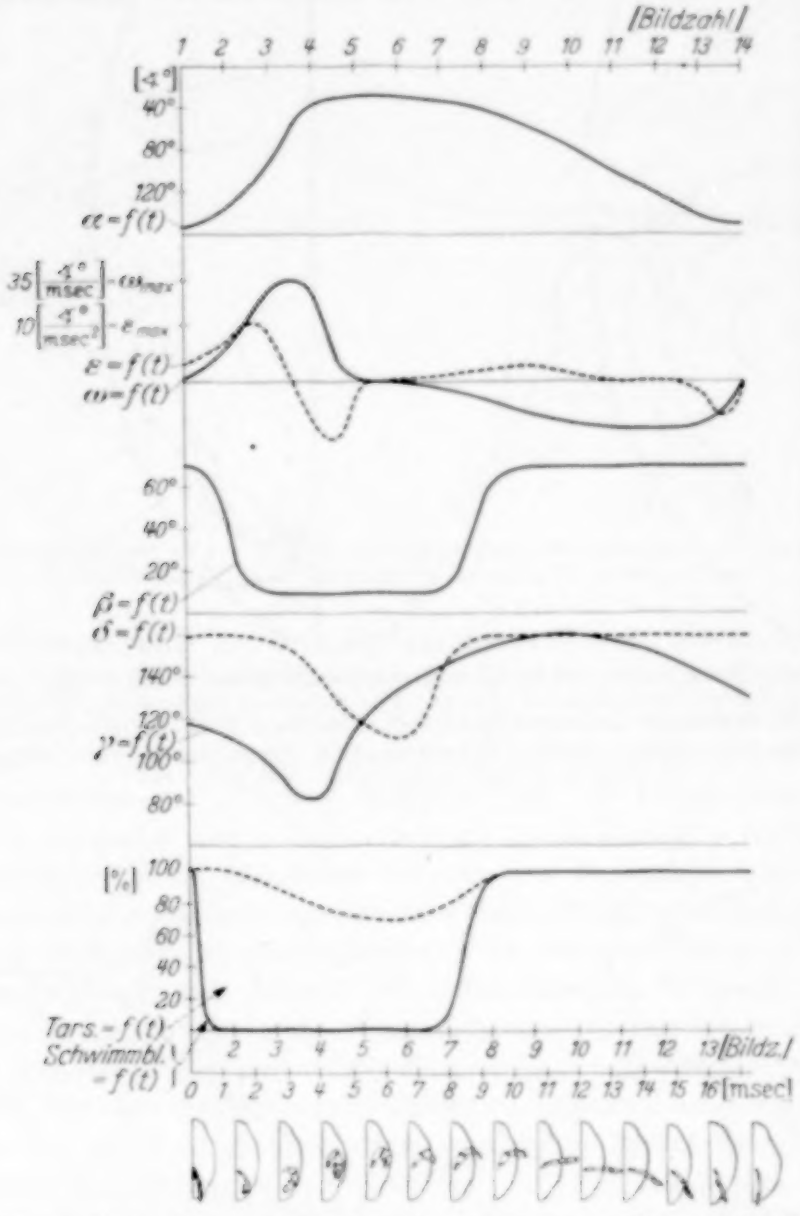


Abb. 13. Kinematische Kurven des Metapodienschlags von *Gyrinus*. Zeitabhängige Darstellung des Schlagwinkels (α), der Winkelgeschwindigkeit (ω), der Winkelbeschleunigung (ε), des Winkels zwischen Femur- und Trochanterfläche (β), des Winkels zwischen Femur und Tibia (γ) sowie zwischen Tibia und Tarsus (δ) und des Spreizgrades von Tarsenfächer und Schwimmblättchen in Prozent der Maximalspreizung. Schlagwinkel = Winkel zwischen Femurlängsachse und Mediane (nach vorne). Gliedlängsachse = Verbindungslinie zwischen proximalem und distalem Gelenk. Abszisse: Bildzahlen für Aufnahmefrequenz von 800 Hz sowie Millisekunden. Kurvennummern für den Textvergleich: $\alpha = 1$; $\omega = 2$; $\varepsilon = 2a$; $\beta = 3$; $\gamma = 4$; $\delta = 4a$; *Schwimmbl.* = 5; *Tars.* = 5a

2. Beschriebene Bahnen

In der Getriebetechnik läßt sich ein Bewegungsablauf mit der Aufstellung der beschriebenen Bahnen und der zeitlichen Veränderungen ihrer kinematischen Parameter vollständig beschreiben und daraus mathe-

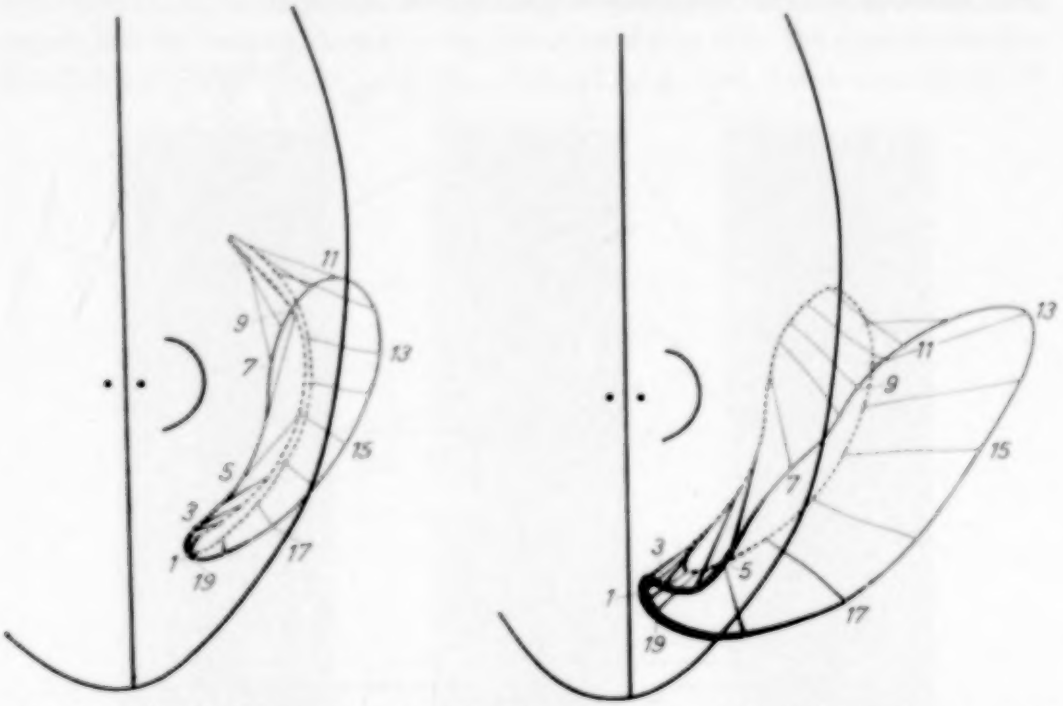


Abb. 14. Gelenkbahnen und von den Gliedlängsachsen überstrichene Flächen I: von ventral gesehen. Die Zahlen bezeichnen bei Abb. 14—16 die gleichen Stellungen. Coxa-Trochantergelenk: Punkt. Trochanter-Femurgelenk (Mitte): Halbkreis. Proximale Gelenkbahn gestrichelt, distale ausgezogen. Links: Femur-Tibiagelenk und Tibia-Tarsusgelenk. Rechts: Tibia-Tarsusgelenk und Tarsenspitze. Vgl. den Text

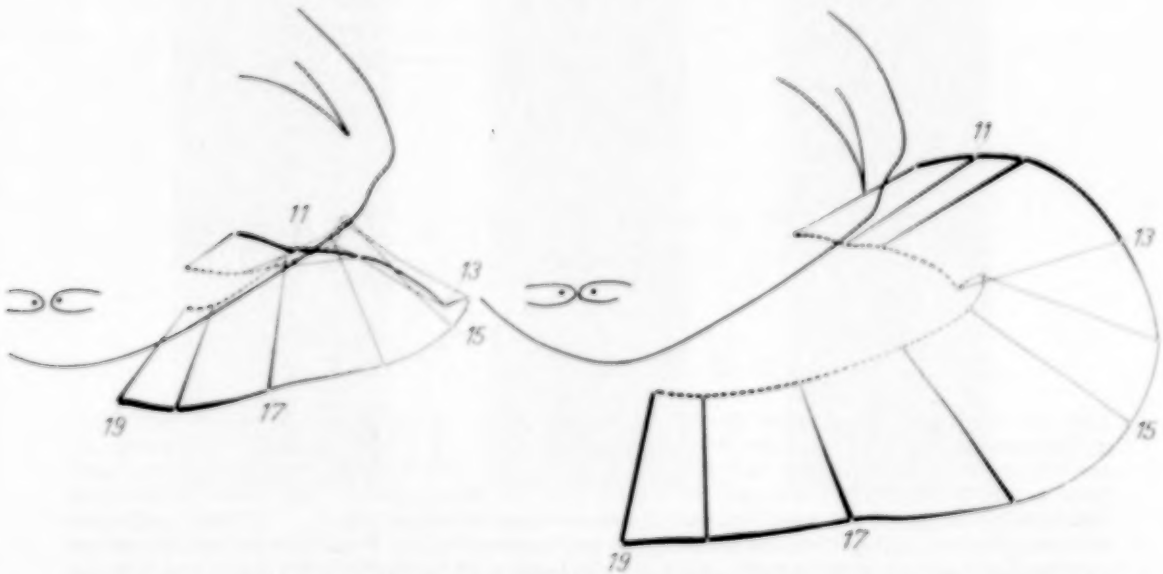


Abb. 15. Gelenkbahnen und von den Gliedlängsachsen überstrichene Flächen II: von kaudal gesehen. Vgl. die Legende der Abb. 14 und den Text

matisch formulieren. Mangels definierter Führungsglieder und wegen der komplizierten dreidimensionalen Bewegung ist eine einfache mathematische Beschreibung der Beinbewegung von *Gyrinus* nicht möglich. Ein gewisser räumlicher Eindruck von der Schlagbahn und den dabei überstrichenen Flächen läßt sich durch den Vergleich der Abb. 14, 15 und 16 gewinnen, die die Parallelprojektionen der Gelenkbahnen des

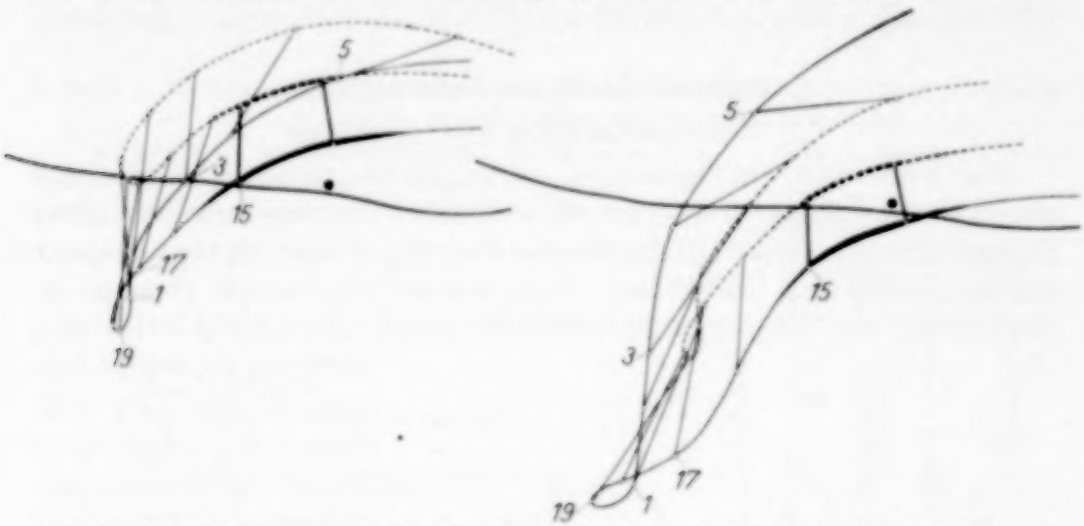


Abb. 16. Gelenkbahnen und von den Gliedlängsachsen überstrichene Flächen III: von lateral gesehen. Vgl. die Legende der Abb. 14 und den Text

rechten Metapodiums auf drei zueinander senkrecht stehende Ebenen darstellen. Es sind jeweils die von der Tibialängsachse (Verbindungslinie zwischen Femur-Tibia- und Tibia-Tarsusgelenk) und von der Tarsuslängsachse (Verbindungslinie zwischen Tibia-Tarsusgelenk und Tarsenspitze) überstrichenen Flächen aufgezeichnet. Je kürzer eine Verbindungslinie erscheint, desto mehr steht sie im räumlichen Ablauf senkrecht zur Papierebene. Die dabei von dem dem Betrachter zugewandten Ende beschriebene Bahn ist zur besseren Vorstellung verdickt gezeichnet. Die Geschwindigkeit ist um so größer, je weiter zwei Phasenbilder voneinander entfernt sind. Durch den aufmerksamen Vergleich der drei Abbildungen werden die oben beschriebenen kinematischen Vorgänge deutlich, besonders der gestreckte Ruderschlag und das angeschmiegte Vorziehen, die Art des Beinausstreckens zu Beginn eines neuen Ruderschlages, die zunehmend nach unten gerichtete Ruderschlagbahn, die Stellung der Gliedlängsachse zur jeweiligen Schlag(= Anström-)richtung und die zeitliche Veränderung der Schlaggeschwindigkeit. Darüber hinaus zeigen die Abbildungen eine Reihe weniger wichtiger Einzelheiten der Schlagform, deren ausführliche Beschreibung nicht nötig erscheint. In Abb. 17 sind die Veränderungen der Winkelgeschwindigkeit ω und der Winkelbeschleunigung ε auf den Schlagwinkel α bezogen und damit zeitunabhängig dargestellt [Geschwindigkeits-Weg-Diagramm

(ω—α) und Beschleunigungs-Weg-Diagramm (ε—α) in Polardarstellung]. Hieran läßt sich besonders schön die unterschiedliche Größe der Ruderschlags- und Vorzugsgeschwindigkeit erkennen, sowie die über weite Schlagwinkel konstant bleibende Schlaggeschwindigkeit (Bahn auf mittelpunktskonzentrischen Kreisbogen verlaufend) und der Unterschied in Ablauf und Größe der Beschleunigungen und Verzögerungen.

V. Hydromechanik des Ruderapparates

1. Vortriebserzeugung und -verteilung

Das Ruderbein von *Gyrinus* ist ein Vortriebsapparat, der *allein nach dem Widerstandsprinzip* arbeitet. Es wird dabei von einer außenliegenden Ruderfläche eine Kraft auf das Wasser übertragen, also ein Drehmoment erzeugt, wobei die im Wasser entstehende, theoretisch gleichgroße Gegenkraft stets *tangential zur jeweiligen Bewegungsrichtung* wirkt und mit ihrer Vortriebskomponente den mit den Beinen verbundenen Rumpf nach vorne beschleunigt. Hydromechanische Profileffekte, wie sie bei Schlagflügeln und Schrauben auftreten, die stets Kräfte *senkrecht zur Schlagrichtung* entstehen lassen, spielen bei *Gyrinus* keine Rolle. Der angedeuteten schraubigen Drehung des Beines eine Vortriebsfunktion nach Art eines Propellerflügels nachzusagen (BOTT 1928) ist verfehlt. Auch die Rückwärtsverschiebung des Metapodiendrehgelenks (ROTH 1909) hat keine vortriebstechnische Bedeutung. Der Ruderapparat könnte an jedem Punkt der Medianen mit dem gleichen Wirkungsgrad arbeiten. Wohl aber hat die Lage der Schlagbahn einen Einfluß auf das Schwimmen selbst.

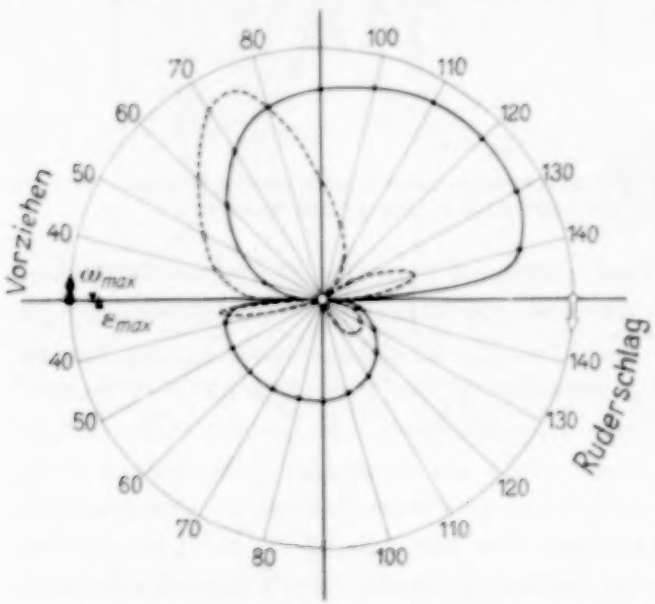


Abb. 17. Geschwindigkeits-Weg-Diagramm (ω—α) und Beschleunigungs-Weg-Diagramm (ε—α) in Polardarstellung. ω_{max} = 35 (°/msec); ε_{max} = 10 (°/msec²). Randzahlen: Schlagwinkel α. Ausgezogen: Winkelgeschwindigkeit ω; gestrichelt Winkelbeschleunigung ε

Würden die Beine in der Frontalebene schlagen, in der auch der Schwerpunkt liegt (bei *Acilius* ist das angenähert der Fall), so würden sie mit der Ruderkraft K nur Vortrieb ($V = K \cdot \sin \alpha$) und Seitentrieb ($S = K \cdot \cos \alpha$) erzeugen. Tatsächlich verläuft aber die Ruderschlags-

bahn 1. *unter* der Frontalebene, 2. infolge der Tibiaabbiegung mit zunehmender Neigung zur Frontalebene. Das heißt, daß zusätzlich ein mit zunehmendem Schlagwinkel ansteigendes Drehmoment um die Querachse entsteht, das das Vorderende des Käfers anzuheben strebt, wobei Arbeit gegen die Oberflächenspannung geleistet werden muß. Es müßten dadurch beim freien Schwimmen schlagsynchrone Kippbewegungen auftreten, die zusätzliche Oberflächenwellen erzeugen und

Tabelle 4. *Prozentualer Schubanteil der einzelnen Beinglieder* (ω = const; Stellung senkrecht zur Medianen) *von Gyrinus natator* (L.)
Gemessen im Strömungsapparat bei $R_e = v \cdot l \cdot \nu^{-1} = 1500 = \text{const}$. $N = 5$. Werte für *Acilius sulcatus* (L.) aus NACHTIGALL (1960).

		Gyrinus		Acilius
		Mesopodium	Metapodium	
1	Trochanter + Femur	13	6,3	1,3
2	Tibia (Festfläche)	14	18	9
3	Tibiaschwimmblättchen (-haare)	39	26	7
4	Tarsus (Festfläche)	14	24	22
5	Tarsusschwimmblättchen (-haare)	20	26	61
	Zusatzschub der Schwimmblättchen (-haare) in % des Festflächenschubs für:			
6	Tibia	279	144	66
7	Tarsus	143	107	276
8	Hauptruder (Tibia + Tarsus)	211	123	219
9	Gesamtbein	144	107	210
10	Schubverhältnis Metapodium : Mesopodium	1:0,7		nicht gemessen

damit das Schwimmen selbst beeinflussen[1]. Die Neigung der Schlagbahn bedeutet *nicht* eine Neigung der Ruderfläche! Diese steht immer senkrecht zur Bewegungsrichtung; der Vortrieb verkleinert sich also wohl mit dem durch die Tibiaabbiegung verringerten Drehabstand r (s. Wirkungsgrade; Abschnitt V 2), nicht aber infolge Schrägstellung der Ruderfläche, d. h. Entstehens einer Auftriebskomponente.

Die Rolle der einzelnen Beinglieder bei der Vortriebserzeugung. Die einzelnen Beinglieder tragen einen verschieden großen Anteil zum Gesamtschub bei. Er ließ sich am 50fach vergrößerten Beinmodell im Strömungsapparat messen und kann nun zu den im ersten Abschnitt besprochenen morphologischen Gegebenheiten in Beziehung gesetzt werden, wobei er ein (bisher fehlendes) Maß für ihren „Gütegrad" darstellt. Die Schubanteile stehen in Tabelle 4 und Abb. 18. Sie gelten für das maximal gestreckte Bein und für konstante Strömungsgeschwindigkeit.

[1] Die mit dem Schwimmen zusammenhängenden Fragen sollen in einer weiteren Mitteilung behandelt werden.

Zum Vergleich sind die Werte für den Dytisciden *Acilius sulcatus* (L.) beigefügt. Da es unmöglich ist am Modell jede Einzelheit des Originals genau nachzuahmen, sind solche Modellmessungen mit relativ hohen Übertragungsfehlern behaftet. Ich schätze den Gesamtmeß- und Übertragungsfehler auf 10%.

Die im ersten Abschnitt aus den geometrischen Verhältnissen der Beinglieder gezogenen Schlüsse zur Ruderfunktion werden nun durch die Schubmessungen bestätigt und quantitativ belegt. Die Festflächen (Trochanter + Femur):Tibia:Tarsus verhalten sich wie 14:16,5:20,3 (%), ihre prozentualen Schubanteile wie 6,3:17,9:24,2 (%). Die innenliegenden Glieder erzeugen als relativ weniger Schub, die außenliegenden relativ mehr. (Multipliziert man die Fläche F mit $^2/_3$ ihres Drehabstands r, so ergeben sich nach $K' = p \cdot F \cdot r$ mit 6,3:14,8:24,3 numerisch etwa die Schubgrößen).

Die Fläche und der Schub von Tibia und Tarsus werden durch die Schwimmblättchen enorm heraufgesetzt: Flächenvergrößerung Tibia $1:1_{III}$ und $1:2{,}66_{II}$ — Schubvergrößerung $1:1{,}44_{III}$ und $1:2{,}79_{II}$. Die entsprechenden Werte für den Tarsus sind $1:0{,}82_{III}$ und $1:1{,}36_{III}$ — $1:1{,}07_{III}$ und $1:1{,}43_{II}$, für Tarsus und Tibia zusammen (Hauptruder) $1:1{,}33_{III}$ und $1:1{,}86_{II}$ — $1:1{,}23_{III}$ und $1:2{,}11_{II}$. Beim Gesamtbein ist die Flächenvergrößerung $1:0{,}97_{III}$ und $1:0{,}95_{II}$, die Schubvergrößerung $1:1{,}07_{III}$ und $1:1{,}44_{II}$. Wie ersichtlich, wird der Schub, obgleich linear flächenproportional, durch die Schwimmblättchen nicht in gleicher Weise wie die Fläche vergrößert, sondern einmal relativ mehr, einmal relativ weniger. Da man den Schub der Festflächen- und Schwimmblättcheneinheit als gleich annehmen kann, hängt die Art der Schubbeeinflussung davon ab, ob die Blättchenfläche relativ zum Festflächenmittelpunkt nach außen oder nach innen ragt. Nimmt man Tibia + Tarsus zusammen, so gleichen sich die Werte in etwa aus. Bezogen auf das Gesamtbein ist die Schubvergrößerung durch die mehr distale Lage der Schwimmblättchen stets größer als die Flächenvergrößerung ($10\%_{III}$ und $15\%_{II}$); damit ist die *räumliche Anordnung* der Schwimmblättchen vortriebstechnisch günstig. In Abschnitt III 1 und V 2 ist gezeigt, daß auch ihre *Wirkungsweise* vortriebstechnisch denkbar günstig ist.

Bezogen auf das Gesamtbein liefern Tibia + Tarsus $93{,}7\%_{III}$ und $87\%_{II}$ des Gesamtschubs; ihre bisherige Bezeichnung als „Hauptruder" besteht also zu Recht; Trochanter und Femur wirken mit nur $6{,}3_{III}$ und $13\%_{II}$ Schubbeitrag mehrminder als Gestänge für das eigentliche Ruder. Die Mesopodien liefern etwa 70% des Schubs der Metapodien; da sie mit halber Frequenz schlagen, tatsächlich nur 35%. Vom Gesamtschub des Ruderapparats erzeugen sie somit nur ein Viertel. Damit besteht auch die auf Grund der geometrischen Größen getroffene Bezeichnung der Metapodien als „Hauptruderorgan" zu Recht. Die Mesopodien

sind an ihre zusätzliche Steuerfunktion durch den doppelt so hohen prozentualen Widerstandsanteil des Femur und die relativ höhere Schwimmblättchenfläche angepaßt, wodurch sie — auch in der Ruhe — strömendes Wasser wirkungsvoll in eine andere Raumrichtung ablenken können.

Vergleich mit den Dytisciden. Ich habe bereits in Abschnitt III 1 die geometrischen Verschiedenheiten der Ruderbeine von *Gyrinus* und *Acilius* herausgestellt. Ein Vergleich der Schubmeßwerte bestätigt die dortigen Ergebnisse und macht die Wirkungsweise der unterschiedlichen Bauprinzipien „Kleine Festfläche — Große Schwimmhaarfläche" (Dytisciden) und „Große Festfläche — Mäßig große Schwimmblättchenfläche" (Gyriniden) deutlich (s. auch Abb. 18).

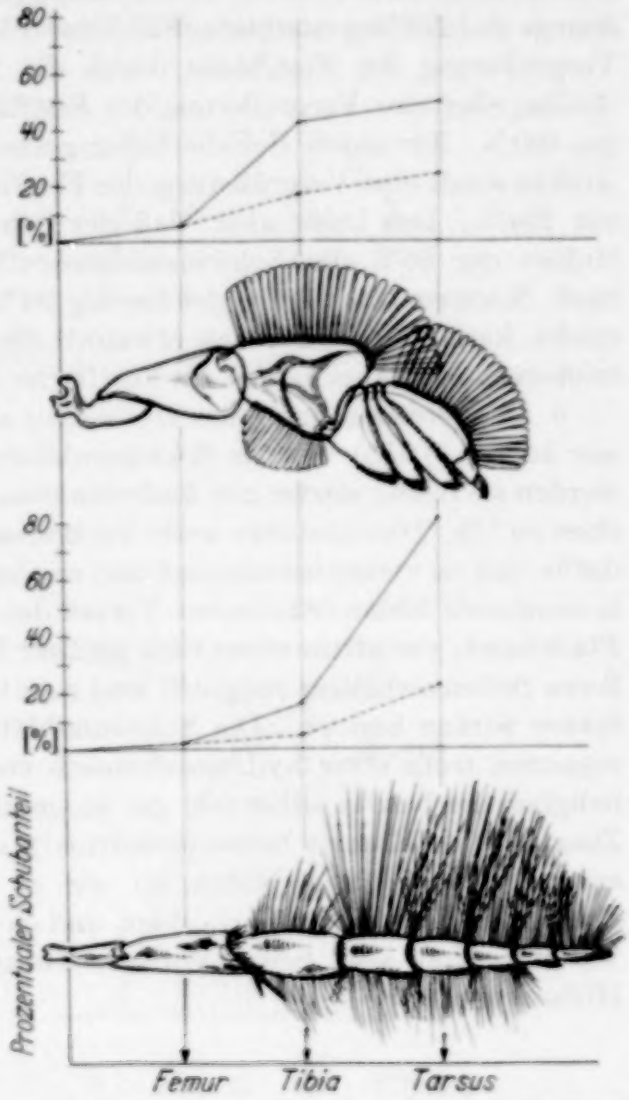


Abb. 18. Prozentuale Schubanteile von Femur, Tibia und Tarsus beim *Acilius*bein (unten) und *Gyrinus*bein (oben). Beine in gleicher Größe dargestellt. Schubmittelpunkte der Beinglieder durch Längslinien verbunden. Ausgezogen: Mit Schwimmhaaren (-blättchen); gestrichelt: ohne diese

1. Bei *Acilius* ist allein der Metapodientarsus das Hauptruder (82% Schubbeitrag), bei *Gyrinus* Tibia + Tarsus zusammen (94% Schubbeitrag, mit 44% und 50% etwa gleich verteilt).

2. Bei *Acilius* ist die Schuberzeugung distal verlagert (Gestänge nur 1,3% Schub, Tibia lediglich 16%), bei Gyrinus sind auch die proximalen Teile zur Schuberzeugung herangezogen (Gestänge 6,3%, Tibia schon 44%!).

3. Bei *Acilius* ist die Schuberzeugung mehr auf die Schwimmhaare konzentriert (68% des Gesamtschubs) als bei *Gyrinus* auf die Schwimmblättchen (52%). Die Festflächen werden also bei *Gyrinus* stärker zur Schuberzeugung herangezogen.

4. Bei *Gyrinus* ist das *Fest*bein also vortriebstechnisch gut ausgebildet; der Schub wird mit den Schwimm*blättchen* nur um 108% gesteigert. Bei *Acilius* ist das Festbein vortriebstechnisch schlecht ausgebildet; sein Schub muß relativ stärker erhöht werden und wird mit den Schwimm*haaren* um 212% gesteigert. Für diese Werte braucht *Gyrinus* nur eine Vergrößerung der Festfläche durch die Schwimm*blättchen* um 122%, *Acilius* aber eine Vergrößerung der Festfläche durch die Schwimm*haare* um 400%. Für *gleiche* Schuberhöhung wie *Gyrinus* (also 108%) bräuchte *Acilius* somit eine Vergrößerung der Festfläche durch die Schwimm*haare* um 204%. Das heißt aber, daß der Schub der Schwimm*haar*flächeneinheit nur 60% der Schwimm*blättchen*flächeneinheit erreicht. Da er nach NACHTIGALL (1960) gleichzeitig 54% einer Festflächeneinheit erreicht, kann man, wie schon erwähnt, die Schwimm*blättchen*fläche vortriebstechnisch angenähert als Festfläche betrachten.

5. Die Schwimmhaare der Dytisciden arbeiten größenordnungsmäßig *nur halb so effektiv* wie die Schwimmblättchen der Gyriniden, trotzdem werden sie *relativ stärker zur Ruderfunktion eingesetzt* (Haare zu $^2/_3$, Blättchen zu $^1/_2$). Dies und ihre weite Verbreitung bei Wasserinsekten spricht dafür, daß sie vortriebstechnisch und mechanisch-statisch einen günstigen Kompromiß bilden (Statischer Vorteil des hohlen Rundrohres gegen das Flachband; vor allem wesentlich größere Biegungsfestigkeit, damit größeres Seitenverhältnis möglich) und somit als überwiegender Vortriebsfaktor wirken können. Die Schwimmblättchen der Gyriniden dagegen ergänzen trotz ihrer hydromechanisch vollkommeneren Wirkungsweise lediglich das bereits selbst sehr gut ausgebildete *feste* Ruderbein mit einer Zusatzfläche (Kleines Seitenverhältnis!), ohne daß sie damit selbst ein *spezielles* Ruderorgan bilden, so wie es der Schwimmhaartarsus der Dytisciden, Corixiden, Naucoriden und Notonectiden darstellt. Für den Vortrieb sind also Schwimmhaare Hauptorgane, Schwimmblättchen Hilfsorgane.

2. Wirkungsgrade des Beinruders

Alle bisher diskutierten morphologischen, kinematischen und hydromechanischen Besonderheiten des *Gyrinus*beins zielen darauf hin, die eingesetzte Muskelkraft möglichst vollständig in Vortriebskraft umzuwandeln. Die unvermeidlichen Übergangsverluste kommen im Begriff des Wirkungsgrades η zum Ausdruck, der in der Technik als Quotient aus der abgegebenen Leistung N_a und der zugeführten Leistung N_z definiert ist: $\eta = \frac{N_a}{N_z}$. Bei zusammengesetzten Vorgängen ist der Gesamtwirkungsgrad das Produkt der Teilwirkungsgrade: $\eta_{ges} = \eta_1 \cdot \eta_2 \ldots \eta_n$. Die dem Muskel zugeführte chemische Energie verwandelt sich

unter langsamer Abnahme über folgende Stufen in Vortriebsarbeit: Chemische Energie $\xrightarrow{\eta_1}$ produzierte mechanische Energie $\xrightarrow{\eta_2}$ Beinschlagsarbeit $\xrightarrow{\eta_3}$ Ruderschlagsarbeit $\xrightarrow{\eta_4}$ Vortriebsarbeit. Dabei bedeutet η_1 den Energieverlust durch Wärmebildung im Muskel, η_2 den

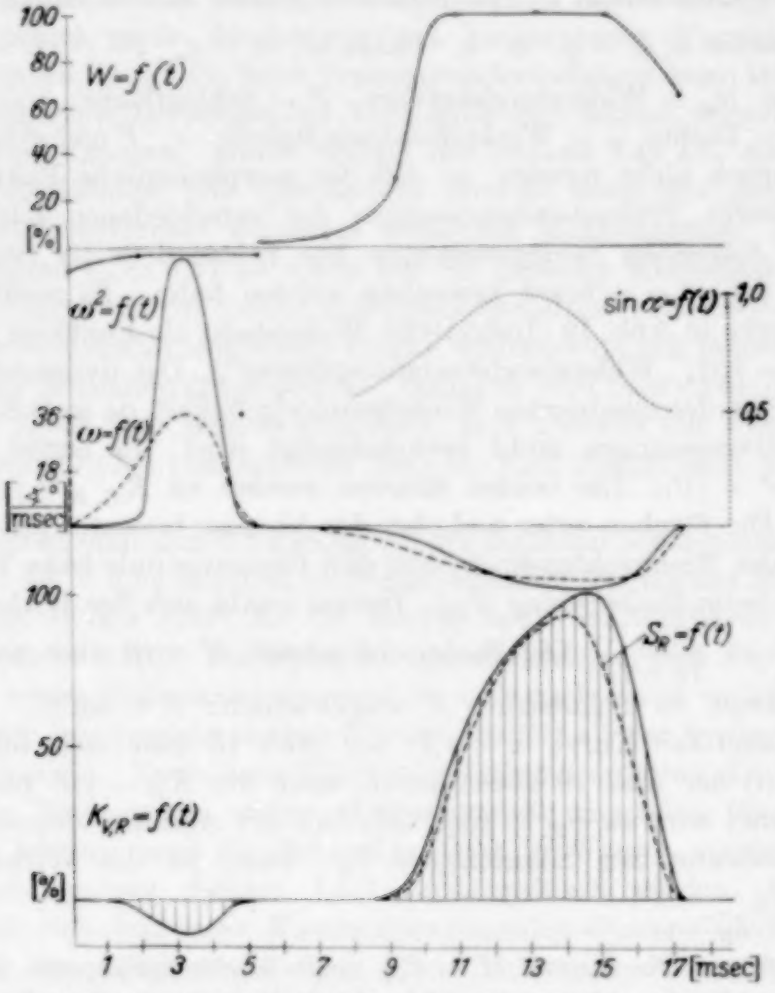


Abb. 19. Graphische Konstruktion der Wirkungsgrade η_3 und η_4. Vgl. den Text. Oben: „Widerstandsverteilungskurve" $W = m = f(t)$. Meßpunkte eingezeichnet. Mitte: Kurve der Winkelgeschwindigkeit $\omega = f(t)$ (gestrichelt) und Kurve der quadrierten Winkelgeschwindigkeit $\omega^2 = f(t)$ (willkürlicher Maßstab) (ausgezogen), sowie Kurve des Auslenkwinkelsinus $\sin \alpha = f(t)$ (punktiert). Unten: Zeitliche Veränderung der Vorzugs- und Ruderschlagskraft $K_{V,R} = f(t)$ (ausgezogen) und der Schubkraft $S_R = f(t)$ (gestrichelt). Impulsflächen liniert. Zeitachse: Millisekunden, nach Abb. 13

Arbeitsverlust durch Reibung, Verwirbelung usw., η_3 den Arbeitsverlust durch den Gegenschub des Beinvorziehens, η_4 den Verlust an Vortriebsarbeit durch den auftretenden Seitentrieb. Hier interessiert nur der Gesamtwirkungsgrad des stationär schlagenden Ruderapparates selbst:

$\eta_R = \eta_3 \cdot \eta_4$. Er ist gleich dem Prozentsatz der dem Wasser mitgeteilten Kraft, der schließlich in Vortriebsarbeit umgewandelt wird, und ist ein endgültiges zusammenfassendes Maß für die „Güte" aller diskutierten Parameter. Beim freien Schwimmen verringert er sich.

Die Wirkungsgrade η_3 und η_4 lassen sich graphisch wie folgt bestimmen: Die dem Wasser mitgeteilte Kraft K (= der erzeugte Widerstand) ist proportional einem morphologischen Faktor m und einem dynamischen Faktor k; $K = p \cdot m \cdot k$. Dabei ist $m = c_w \cdot F \cdot r^2$; $k = \frac{\varrho}{2} \cdot \omega^2$; $\varrho = \text{const}$ (c_w = Widerstandsbeiwert, F = Schlagfläche, r = Drehabstand, ϱ = Dichte, ω = Winkelgeschwindigkeit). c_w, F und r^2 lassen sich meßtechnisch nicht trennen, so daß der morphologische Faktor m als solcher durch Widerstandsmessungen der verschiedenen zeitlich aufeinander folgenden Schlagstellungen des Beinmodells im Strömungsapparat bei ϱ, $\omega = \text{const}$ gewonnen werden kann. Es resultiert die obere Kurve in Abb. 19 (Induzierter Widerstand als Funktion der Zeit, $W = m = f(t)$; „Widerstandsverteilungskurve"). Der dynamische Faktor ist gleich der quadrierten Winkelgeschwindigkeit, da ϱ als Konstante für Relativmessungen nicht berücksichtigt wird. Es ergibt sich die Kurve $\omega^2 = f(t)$. Die beiden Kurven werden zu $K_{V,R} = f(t)$ multipliziert. Die Flächen unter und ober der Abszisse bedeuten das zeitliche Integral der Ruderschlagskraft, also den Gesamtimpuls beim Vorziehen (I_V) und beim Ruderschlag (I_R). Daraus ergibt sich der Wirkungsgrad $\eta_3 = \frac{N_a}{N_z} = \frac{I_R}{I_R + I_V}$. Die Ruderschlagskraft K wird aber nach einer Sinusfunktion in Schubkraft S umgewandelt: $S = \sin K$. Aus der Schlagwinkel-Zeit-Kurve $\alpha = f(t)$ der Abb. 13 läßt sich die Kurve $\sin \alpha = f(t)$ der Abb. 19 konstruieren, nach der $K_R = f(t)$ punktweise umgerechnet wird zu $S_R = f(t)$. Ihre mit der Abszisse eingeschlossene Fläche bedeutet den Schubimpuls I_S. Dann ist der Wirkungsgrad $\eta_4 = \frac{I_S}{I_S + I_R}$.

Ergebnisse. Die Kurve $W = f(t)$ zeigt überzeugend, wie klein der beim Vorziehen resultierende Beinwiderstand gegen den des Ruderschlages ist. Setzt man den Widerstand des beim Ruderschlag maximal gestreckten Beins = 100%, so erreicht das angeschmiegt vorgezogene Bein über weite Schlagwinkel (Abb. 19, Bildnummern 3—5) nur 2,4% (!), das beim Eindrehen in die Ruderstellung ausgestreckte Bein nur 5,6%; es bleibt beim Ruderschlag lange Zeit auf 100% und fällt erst im letzten Schlagviertel infolge der Tibiaeinklappung auf 65% ab. Wichtig sind die Widerstandswerte bei den größten Geschwindigkeiten; diese liegen beim Vorziehen zwischen den Millisekunden 2 und 5 (Abb. 19), beim Ruderschlag zwischen 11 und 16. Hierbei bleiben die Werte konstant und verhalten sich mit 2,3 und 100% etwa wie 1:40; *das Vorziehen erzeugt*

also nur etwa $^1/_{40}$ *soviel Widerstand wie der Ruderschlag.* Dem entsprechen die Wirkungsgrade: $\eta_3 = 0{,}96$(!), $\eta_4 = 0{,}87$; $\eta_R = \eta_3 \cdot \eta_4 = 0{,}84$.

Der Wirkungsgrad $\eta_3 = 0{,}96$ (theoretisches Maximum 1,00) resultiert aus der günstigen Morphologie und Kinematik des Ruderapparats zusammen und gibt erstmals eine quantitative Vorstellung von seiner „Anpassung" an die Ruderfunktion. An seinem Zustandekommen haben die großen Festflächen und Schwimmblättchen (Ruderschlag) und die außerordentlich große Abplattung und Einklappung (Vorziehen) den größten Anteil. Auch die hohe Vorzugsgeschwindigkeit kann infolge der kleinen widerstandserzeugenden Vorzugsflächen keinen nennenswerten Gegenschub erzeugen. Somit beträgt der letztere nur 4% des Ruderschlagswiderstandes; *das Gyrinusbein erreicht somit den größten, bei einem Unterwasserruder überhaupt denkbaren Wirkungsgrad.* Der gute Wirkungsgrad $\eta_4 = 0{,}87$ ist allein auf die günstige Kinematik zurückzuführen, durch die die größte Schlaggeschwindigkeit einerseits mit der größten widerstandserzeugenden Fläche, andererseits mit Beinstellungen um 90° zur Medianen gekoppelt ist. Dadurch wird zum einen die größtmögliche Kraft dem Wasser mitgeteilt, zum anderen nur wenig davon als Seitentrieb (der vom anderen Bein zu Null kompensiert wird) vergeudet.

Vergleicht man den Wirkungsgrad des stationär schlagenden Ruderapparates $\eta_R = 0{,}84$ mit dem im Stand laufender technischer Maschinen, so erreicht er den Wert für die besten, heute realisierbaren Verstellpropeller ($\eta = 0{,}85$)! Dabei ist zu berücksichtigen, daß das *Gyrinus*bein als reiner Widerstandserzeuger an sich nach einem wesentlich ungünstigeren hydromechanischen Prinzip arbeitet als der Schlagflügel der Schiffsschraube. Nach dem Widerstandsprinzip arbeiten die Schaufelräder der Raddampfer, deren Wirkungsgrade immerhin bis $\eta = 0{,}55$ betragen können, weil die Schaufeln nicht im Wasser, sondern in der wesentlich weniger dichten Luft zurückgeführt werden. Trotzdem werden sie von dem *unter Wasser* schwingenden *Gyrinus*bein vortriebstechnisch wesentlich übertroffen. *Der Ruderapparat von Gyrinus ist somit der beste nach dem Widerstandsprinzip arbeitende Vortriebsfaktor im Tierreich*, der bisher bekannt geworden ist und übertrifft weitaus die vergleichbaren technischen Maschinen.

Vergleich mit den Dytisciden. Bei *Acilius* ist $\eta_3 = 0{,}87$, $\eta_4 = 0{,}77$, $\eta_R = \eta_3 \cdot \eta_4 = 0{,}67$ (NACHTIGALL 1960). *Acilius* erreicht also nur 80% des Gesamtwirkungsgrades von *Gyrinus*; das bedeutet aber für seine ungünstigere Morphologie (s. oben) einen hohen Wert. Er läßt sich auf den relativ größeren Schwimmhaarschub und ferner darauf zurückführen, daß die Vorzugsgeschwindigkeit etwa gleichgroß wie die Ruderschlagsgeschwindigkeit bleibt und sie nicht wie bei *Gyrinus* unter Vergrößerung des Gegenschubs um die Hälfte übertrifft.

Zusammenfassung

1. Als Grundlage für die Bearbeitung des eigenartigen Oberflächenschwimmens der Gyriniden wird die Wirkungsweise ihres Ruderapparats quantitativ analysiert. Dazu werden kinematische Meßwerte aus Makro-Hochfrequenzfilmen (800 Bilder/sec) mit dynamischen Meßwerten aus Strömungsversuchen kombiniert. Zur Bewegungsregistrierung wird eine Zeitlupenkamera und eine Beleuchtungseinrichtung höchster Leuchtdichte entwickelt.

2. Die funktionell-morphologischen, kinematischen und hydromechanischen Besonderheiten des Ruderapparats werden herausgestellt und mit denen der Dytisciden verglichen. Die Ruder von *Gyrinus* und *Acilius* arbeiten nach dem gleichen Funktionstyp, aber mit verschiedenen Bau- und Bewegungsmerkmalen.

3. Die geometrischen Größen der Beinglieder und Gesamtbeine werden gemessen und die morphologischen Grundlagen zur Schubvergrößerung und Gegenschubverminderung herausgestellt. Es sind dies besonders die Wechsel in Stirnfläche, Oberfläche und Drehabstand der Einzelglieder.

4. Die funktionelle Ausbildung der Gelenke und Muskeln, die Einlenkung und Einstellbewegungen der Schwimmblättchen werden diskutiert.

5. Die Kinematik der Bewegung wird genau beschrieben und in drei funktionell verschiedene gleichlange Phasen unterteilt, die graphisch quantitativ dargestellt werden. Die Schlagfrequenz der Metapodien ist 50 Hz(!); die Mesopodien schlagen mit halber Frequenz.

6. Die hydromechanische Rolle der einzelnen Beinglieder bei der Schuberzeugung und besonders die vortriebstechnische Bedeutung der Schwimmblättchen wird analysiert. Die Schwimmblättchen liefern 52% des Gesamtschubs. Das *Gyrinus*bein wird als Bautyp dem schwimmhaarbesetzten *Acilius*bein gegenübergestellt.

7. Durch graphische Analyse werden die hydrodynamischen Besonderheiten und die Wirkungsgrade des Ruderapparats geklärt. Der Gegenschub beim Vorziehen beträgt nur etwa $^1/_{40}$ des Schubs beim Ruderschlag. Von der Gesamtschwimmkraft werden 96%(!) in Ruderschlagskraft umgewandelt, davon wieder 87% in Vortriebskraft. Mit einem Gesamtwirkungsgrad von $\eta_R = 0{,}84$ übertrifft das Beinruder von *Gyrinus* die vergleichbaren technischen Maschinen und ist der beste nach dem Widerstandsprinzip arbeitende Vortriebsapparat, der im Tierreich verwirklicht ist.

Summary

1. The mechanism of the rowing apparatus of Gyrinidae is quantitatively analysed as a basis for the study of its strange movements on the water surface. Datas from high-frequency cinematographs (800 pic-

tures/sec.) are combined for this purpose with dynamic datas from flow experiments.

2. The functional-morphological, cinematic and hydromechanic features of the rowing apparatus are described and also compared with those of Dytiscidae. The oars of *Gyrinus* and *Acilius* function in the same way but with different characteristics in anatomy and movements.

3. The dimensions of the whole legs and their single parts are measured. The morphological basics of increase of propulsion and decrease of counterdrive are given in detail. The changes in frontal area, surface and distance from the axis of rotation of the single rigid parts are most important.

4. Functional formation of rigid parts and muscles as well as attachment and spreading movements of swimming blades are discussed.

5. Cinematics of leg movement are described in detail and presented graphically quantitatively. They are devided into three phases of equal duration, but different function.

6. The role of single parts of the leg in generating thrust, especially with respect to the swimming blades is analysed. The swimming blades contribute 52% of the whole propulsion-force. The leg of *Gyrinus* is compared with the swimming hair carrying *Acilius*-leg.

7. Hydrodynamical specialties and efficiency factors of the rowing apparatus are investigated by graphical analysis. The counterthrust in drawing forward is only about $^1/_{40}$ of the thrust during the backward stroke. 96%(!) of the whole swimming-power is changed into oar-stroking force; from this value again 87% ist converted into thrust. So with a total efficiency factor of $\eta_R = 0{,}84$ the oar-leg of Gyrinus excedes the comparable technical machines. *It is the best thrust apparatus in the animal kingdom making use of the resistance principle, that its known.*

Literatur

Amans, L.: Comparaison des organes de la locomotion aquatique. A Scj. nat. Zool., Sèr VII **6** (1888).

Bayer, M.: Über die Morphologie des Femur-Tibia-Gelenks bei Coleopteren. Z. Morph. Ökol. Tiere **1**, 373 (1924).

Bott, R.: Beiträge zur Kenntnis von Gyrinus natator substriatus. Z. Morph. Ökol. Tiere **10**, 207—306 (1928).

Hatch, M. H.: An outline of the ecology of Gyrinidae. Bull. Brooklyn entom. Soc. **20** (1925).

— The morphology of Gyrinidae. Papers of the Michigan Ac. of Science, Art and Letters, vol. VII. 1926.

Hütte: Des Ingenieurs Taschenbuch. Bd. 1: Theoretische Grundlagen, 28. Aufl. Berlin 1955.

Nachtigall, W.: Über Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden. Z. vergl. Physiol. **43**, 48—118 (1960).

NACHTIGALL, W.: Dynamics and energetics of swimming in water-beetles. Nature (Lond.) **190**, 224—225 (1961a).

— Zur Lokomotionsmechanik schwimmender Dipterenlarven. I. Mitt. Schwimmen ohne Ruderorgane: Ceratopogoniden und Chironomiden. Z. vergl. Physiol. **44**, 509—522 (1961b).

PRANDTL, L.: Strömungslehre. Braunschweig 1957.

ROTH, W.: Untersuchungen über konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten. Int. Rev. Hydrobiol. **2**, 187, 668 (1909).

SCHRAMM, W.: Die Schwingung als Vortriebsfaktor in Natur und Technik. Berlin 1927.

WESENBERG-LUND, C.: Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin 1943.

Dr. WERNER NACHTIGALL, München, Rheinbergerstr. 1

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 227—232 (1961)

From the Department of Zoology, University College for Girls at Heliopolis, Ein-Shams University, Cairo, Egypt, U.A.R.

EFFECT OF EXCESS GLUCOSE ON THE CARBOHYDRATES, WATER AND FAT CONTENTS OF THE TISSUES OF *CLARIUS LAZERA*

By

MOREAD YANNI HANNA

(Received September 22, 1961)

Introduction

Most of the work on excess glucose in the body has been confined to mammals. Thus CORI (1926) found that maximum deposition of glycogen in liver of rat occurred in four hours after ingestion of glucose, and maximum retention amounted to 17 per cent of the dose given.

KOIDE and TEIRHYO (1928) showed that subcutaneous injection of glucose solution in rat 6 gm/Kilogram body weight, after 20 hours fast leads to a deposition of glycogen in the liver and heart but not in adipose tissue or skeletal muscles. Similar injections into normal animals cause no perceptible deposition of glycogen. Feeding glucose solution or ordinary food to mice which have fasted 15 or 24 hours leads to an intensive deposition of glycogen in all the tissues investigated. LAWRENCE and MCCANCE (1931), DITTMAR (1933) and EVANS (1934) found that feeding reduced the glycogen content of hearts of rats and increased the glycogen content of the muscles.

The influence of feeding on the blood sugar level of fishes was first pointed out by MENTEN (1927) who recorded a rise in blood sugar lasting for some days after feeding, both in normal fishes and in fishes kept under asphyxial conditions. AL GAUHARI (1959) found that in *Clarius* the highest values for blood sugar (160 mg glucose/100 cc blood) are reached after 21 hours when digestion was almost complete.

From the above literature it appears that the effect of administration of excess glucose solution on the glycogen and fat storage on one hand and the water content of the different tissues on the other hand, had never been undertaken in fishes in the past, and if any data is obtained it was confined to one tissue only. Therefore the present work was undertaken on the fish *Clarius lazera*.

Material and Technique

The experimental animal used was *Clarius lazera* a common Nile fish in Egypt. The animals were caught from different localities near Cairo. They were kept in well aerated acquaria, and fed with pieces of bread or worms, which they took in readily.

Three different types of experiments were designed to determine the degree of dilution of the different tissues and the extent of deposition of glycogen and fat within these tissues in *Clarius lazera* after daily intraperitoneal injections with glucose solution: — 1. In the first experiment the animals received several small doses of glucose solution (10 per cent) until at the end received a total dose of 2 gm glucose/kilo gm body weight.

2. In the second experiment 20 per cent glucose solution was used so as the amount of water injected in the glucose solution is nearly similar to the previous experiment. Injections were continued until the animal received 4 gm glucose/kilo gm body weight.

3. In the third experiment 20 per cent glucose solution was also used but injections were continued till a total dose of 10 mg glucose/kilo gm body weight was administered in the body of experimental animal.

After the administration of the last dose, 24 hours were allowed to pass before taking the different samples of tissues for analysis of glucose. This interval was assumed to allow complete absorption and maximum deposition of glycogen in the tissues. Also the 24 hours period was taken as standard in all experimental work.

For taking blood samples of *Clarius* for glucose determinations, the end part of the tail of the fish was cut off and the blood was collected in oxalated tube. Glucose in blood was determined by the usual method of GAWADI (1935). Then the animal was opened and representative samples from the skeletal muscles, liver, skin, plain muscle of stomach, ovary, testes, kidney, respiratory organs, spleen, heart and brain tissues were taken into tared centrifuge tubes and analysed for their glycogen content by the usual method of PFLÜGER as improved by GOOD, KRAMER and SOMOGYI (1933).

For examining the possible effect of administration of glucose solution on the degree of dilution of the different tissues and the possible change in fat content of tissues, similar samples to these taken for carbohydrate content were also taken for the analysis of both water and fat contents. Determination of water in the tissues was carried out by the dehydration technique at 103 $\pm$ 1° c. Extraction of lipides from the dried tissues was carried out by several washings with ethyl ether and petroleum ether (40—60° c). The water content of tissues was calculated to the fat free basis [ADOLPH (1943), BENJAMIN (1946), and HELLER (1949)].

Control animals were kept under the same conditions of experimental animals. The average of 5 animals was given after each experiment in Table 1.

Results and Discussion

Tha data obtained on the carbohydrates, water and fat contents of the different tissues of *Clarius lazera* after excess of glucose was shown in Table 1. It can be seen from Table 1 that intraperitoneal injections of glucose solution cause changes in the carbohydrate content of tissues of *Clarius*, which depend upon the dose of added glucose. Thus if low doses of glucose (2 gm/kilo gm body weight) were administered, a rise in carbohydrate content of all the tissues is noted except the skin and heart. In these last tissues the rise in carbohydrate is negligible.

When high doses of glucose 4 gm and 10 gms/kilo gm body weight were injected in the body of experimental animal, it was observed that all the tissues of the body except respiratory organs and brain continue to have an increase in their carbohydrate content i.e. the degree of ab-

sorption of glucose and deposition of glycogen within the tissues is correlated with the amount of glucose added to the body, when time of absorption is kept constant (24 hours). The respiratory organ and brain on the other hand are the only tissues which after a certain stage of storage of carbohydrate can retain no more glycogen. In the present studies, this stage was recorded when a dose of glucose corresponding to (2 gm/kilo gm body weight) was introduced into the body.

Further, the small rise in carbohydrate content of the brain of *Clarius* after excess of glucose lies parallel with the finding of KERR and GHANTUS (1936) in mammals. KERR and GHANTUS stated that the mammalian brain can not store a significant surplus of glycogen, since the administration of glucose orally or intravenously failed to raise the glycogen level above that found in normal conditions.

Moreover after both low and high doses of glucose the rise in carbohydrate content is not the same in the different tissues studied. From the percentual variations of glycogen content of the tissues it was observed that maximum deposition occurs in the liver and skeletal muscles, which are considered to have high glycogenetic functions. High percentage of glycogen occurs also in the plain muscles of stomach and spleen as well as glucose in blood. In addition it was found that the rise in glycogen content of the remaining tissues as heart, kidney, ovary and skin is less pronounced. This condition indicates the limited power of reservation and utilisation of glucose by these tissues. Further the result that feeding with glucose has little effect on cardiac glycogen is in accordance with previous workers on mammals [LAWERENCE and MCCANCE (1931), DITTMAR (1933) and EVANS (1944)], who claimed that feeding with glucose either has no effect or decreases the glycogen content of the cardiac muscle.

The data obtained for the water content of the tissues of *Clarius* (Table 1) show that when low doses of water (Ist and 2nd experiments) are introduced with the glucose solution into the body of experimental animal, it was found that all the tissues of the body except the blood, skin and ovary keep their water content more or less constant. However the blood, skin and ovary show dilution to a less degree.

Further increase in the amount of water injected (experiment 3) does not lead to correlated prominant increase in the water content of the different tissues or even in the blood, skin and ovary which become watery in the first experiment.

That most tissues of the fish remain more or less constant after daily injections with water runs parallel with the finding of ADOLPH (1943) in Amphibia and Mammalia. ADOLPH stated that if excess of water is enforced in the body, the water content is usually regulated within few hours, but no dilution in tissues occurs. Also the present data on fishes

Table 1. *The effect of excess glucose on carbohydrate,*

		Percentage of carbohydrates mg/100 gm +														
		Blood			Liver			Skeletal muscles			Spleen			Skin		
		C	W	F	C	W	F	C	W	F	C	W	F	C	W	F
																Dose of glucose used:
Exp. I	Animal 1	27.3	86.6	0.30	492.0	74.4	1.56	43.9	80.7	1.28	81.6	78.3	0.60	26.0	78.6	1.12
	Animal 2	31.7	87.0	0.30	531.0	74.6	1.98	45.0	81.0	1.27	81.7	78.7	0.81	22.5	78.8	1.20
	Animal 3	37.4	86.8	0.30	495.2	73.4	1.68	41.4	80.9	1.56	81.4	77.5	0.50	24.9	78.9	1.01
	Average of expt.	32.1	86.8	0.30	506.1	74.1	1.74	43.4	80.9	1.37	81.6	78.2	0.63	24.5	78.4	1.11
	Average of control	20.6	84.8	0.30	411.2	78.2	2.09	27.6	81.0	1.39	46.6	80.9	0.61	22.0	74.7	1.06
	Percentual variations	56.0	2,3	—	22.9	—	—	57.1	—	—	75.1	—	—	11.4	4.9	—
																Dose of glucose used:
Exp. II	Animal 4	38.8	87.6	0.20	846.5	73.3	2.13	42.9	81.2	1.59	104.4	79.8	0.78	31.8	76.0	1.14
	Animal 5	36.0	87.5	0.40	1030.0	72.9	1.97	49.2	80.0	1.54	100.0	82.5	0.79	28.5	74.0	1.42
	Animal 6	37.4	86.0	0.30	1082.0	73.2	1.82	46.3	79.9	1.00	108.8	76.9	0.74	30.3	76.0	1.22
	Average of expt.	38.7	87.5	0.30	986.3	73.1	1.97	44.8	80.4	1.38	104.4	79.6	0.77	30.2	78.7	1.26
	Average of control	20.6	84.8	0.30	55.7	78.2	2.02	27.0	81.5	1.40	49.8	80.9	0.88	22.0	74.7	1.25
	Percentual variations	88.3	3.2	—	77.5	—	—	60.0	—	—	91.2	—	—	37.3	5.3	—
																Dose of glucose used:
Exp. III	Animal 7	40.3	87.9	0.26	1292.0	73.8	1.94	55.4	81.7	1.67	83.8	80.0	0.87	29.2	74.5	1.17
	Animal 8	38.8	87.9	0.37	1290.0	73.6	2.03	55.7	81.2	1.52	109.1	79.9	0.81	22.7	77.1	1.10
	Animal 9	46.0	86.3	0.45	982.5	73.3	1.77	53.2	80.0	1.00	96.2	79.0	0.91	29.0	77.1	1.20
	Average of expt.	41.7	87.4	0.36	1188.0	73.6	1.91	54.8	80.9	1.39	96.4	79.6	0.86	26.9	76.2	1.16
	Average control	20.6	85.8	0.30	543.9	77.1	2.04	25.1	79.8	1.45	48.1	79.2	0.90	22.0	74.2	1.10
	Percentual variations	102.4	1.8	—	118.4	—	—	118.0	—	—	100.4	—	—	22.3	2.7	—

contradict those given by KHALIL and ABDEL MESSEIH (1959) on *Varanus* (a typical desert reptile). They found that when low doses of water 5 to 15 per cent of body weight were administered, nearly all the tissues become watery except bone and cartilage (of the anuclear type) and heart and brain (of the nuclear type). After the administration of high doses of water 17.5, 20 and 22.5 per cent of body weight), all the tissues of the body except the blood, continue to have an increase in their content of water. Further increase in the amount of injected water (20 and 22.5 per cent body weight), leads to a correlated prominant increase in the water content of the organs which take part in execretion as kidney, lung and cloaca.

The fishes however, being aquatic animals living in excess of water, therefore no load of water is permitted to remain within the different tissues as the case of reptiles.

The results obtained on the fat content of the different tissues Table 1 show that no rise in fat percentage of the tissues occurs. That the fat content of tissues remains more or less constant may be explained on the basis that the dose of glucose given to the experimental animal is too small that the process of interconversion of carbohydrates into fat and its storage as such in the tissues do not occur.

fat and water content of the tissues of Clarius

water and fat percentages gm/100 gm fresh weight

Stomach			Ovary			Kidney			Heart			Respirat. organs			Brain		
C	W	F	C	W	F	C	W	F	C	W	F	C	W	F	C	W	F
2 gm/kilo gm body weight																	
44.0	80.9	0.60	125.4	70.4	1.00	89.7	81.1	1.02	46.6	83.1	0.16	58.2	86.0	0.71	60.0	87.9	8.7
43.8	81.3	0.98	125.3	70.7	1.10	92.5	82.0	1.01	46.9	84.0	0.10	60.1	86.0	0.76	71.9	87.7	9.0
50.5	80.5	0.64	112.4	70.6	1.66	86.0	80.3	1.08	43.2	83.7	0.13	52.8	86.3	0.73	64.2	88.2	9.9
46.1	80.9	0.74	121.0	70.5	1.25	89.4	81.1	1.03	45.8	83.6	0.13	57.0	86.1	0.73	65.4	87.9	9.2
32.7	80.4	0.79	87.9	66.1	1.33	42.7	81.2	0.99	42.5	83.9	0.16	40.8	85.6	0.72	53.1	88.1	9.0
40.9	—	—	37.7	6.6	—	91.4	—	—	8.0	—	—	40.2	—	—	23.1	—	—
4 gm/kilo gm body weight																	
48.8	80.6	0.53	109.1	66.2	1.28	116.7	79.7	1.10	76.7	79.9	0.20	53.0	86.1	0.70	76.2	88.0	9.2
54.2	80.3	0.56	104.5	67.6	1.42	106.4	80.0	1.03	70.0	83.8	0.34	57.3	86.2	0.66	70.6	88.3	9.4
48.0	81.1	0.64	124.1	67.4	1.12	108.7	80.9	1.27	77.4	86.7	0.20	57.1	85.1	0.87	70.6	89.2	9.0
50.3	80.6	0.58	112.6	67.1	1.27	110.6	80.2	1.13	74.7	83.4	0.25	55.8	85.8	0.74	72.5	88.5	9.2
31.1	80.9	0.75	84.8	65.1	1.31	32.3	81.2	0.88	46.9	83.9	0.16	45.9	85.6	0.79	63.3	88.9	8.9
53.2	—	—	32.7	3.1	—	24.2	—	—	57.1	—	—	21.6	—	—	14.5	—	—
10 gm/kilo gm body weight																	
65.9	81.1	1.10	141.8	68.2	1.14	70.7	81.0	1.21	89.6	84.0	0.13	46.1	86.3	0.76	62.0	87.1	8.6
65.1	80.6	0.70	133.1	69.2	1.38	74.8	81.4	1.15	86.0	86.2	0.17	47.6	86.3	0.77	60.5	88.0	8.9
52.6	81.5	0.59	146.3	68.7	1.62	72.5	81.0	1.12	82.4	83.2	0.18	40.5	86.1	0.78	57.7	88.0	9.1
61.2	81.1	0.76	140.4	68.7	1.38	72.4	81.1	1.16	86.0	84.5	0.16	44.5	86.3	0.77	60.1	87.7	8.9
30.4	80.8	0.75	91.7	65.7	1.30	42.6	81.3	1.67	50.4	83.9	0.16	40.2	85.1	0.75	55.8	88.1	9.0
101.3	—	—	54.2	4.5	—	70.7	—	—	70.6	—	—	10.7	—	—	8.0	—	—

Summary

1. The extent of deposition of glycogen and fat as well as the degree of dilution of different tissues of *Clarius lazera* after the administration of different doses of glucose solution was worked out.

2. After low doses of glucose 2 gm/kilo gm body weight, the rise in carbohydrate content of all the tissues is noted except the skin, and heart.

3. In all cases studied the higher the dose given to the experimental animal, the more marked is the increase in glycogen content of tissues.

4. The respiratory organ and brain are the only tissues which after a certain stage of storage of carbohydrates, can retain no more glycogen, even if the dose glucose is increased.

5. Maximum deposition of glycogen occurs in liver and skeletal muscles. Then follows the plain muscles of stomach and spleen. The rise of glycogen in the remaining tissues as the heart, kidney, ovary and skin is less pronounced.

6. All the tissues of the body except blood, skin and ovary keep their water content more or less constant. Thus no load of water was permitted to remain within the tissues of the fish.

7. No rise in the fat content of the tissues of *Clarius occurs* after feeding even with high doses of glucose solution 10 gm/kilo gm body weight, which may indicate that process of interconversion of glucose into fat does not take place at these doses.

The author wishes to thank Prof. Dr. FOUAD KHALIL for reading through the manuscript.

Bibliography

ADOLPH, E. F.: Physiological regulations. Lancaster: Jaques Cattel Press 1943.

AL GAUHARI, A. E.: On the blood sugar in *Clarius lazera*. Z. vergl. Physiol. **41**, 26 (1958).

BENJAMIN DE BOER: The distribution of water and fat in the skin and muscle of the dog during chronic and acute dehydration. Amer. J. Physiol. **147**, 49 (1946).

CORI, C. F.: Fate of sugar in the animal body. Rate of glycogen formation in the liver of normal and insulinized rats during the absorption of glucose, fructose and galactose. J. biol. Chem. **70**, 577 (1926).

EVANS, G.: The glycogen content of the rat heart. Amer. J. Physiol. **82**, 468 (1934).

GAWADI, A. G.: Ph. D. Thesis, Cambridge 1925.

GOOD, C. A., H. KRAMER and M. SOMOGYI: Pflüger's method for glycogen determination. J. biol. Chem. **100**, 485 (1933).

HELLER, H.: Effects of dehydration on adult and new born rats. J. Physiol. (Lond.) **108**, 303 (1949).

KOIDE, A., and TEIRHYO: Vergleichende histologische Untersuchung des Glykogens in verschiedenen Geweben. Trans. jap. path. Soc. **18**, 216 (1928).

KERR, S. E., and M. GHANTUS: The effect of varying the carbohydrate and insulin supply on the glycogen, free sugar and lactic acid in mammalian brain. J. biol. Chem. **116**, 9 (1936).

KHALIL, F., and G. ABDEL MESSEIH: The storage of extra water by various tissues of *Varanus*. Z. vergl. Physiol. **42**, 415 (1959).

LAWERENCE, R. D., and R. D. MCCANCE: The effect of starvation Phloridzin... etc. on the distrubition of glycogen in rat. Biochem. J. **25**, 570 (1931).

MENTEN, M. L.: Changes in the blood sugar of Cod, Sculpin and Pellock during asphyxia. J. biol. Chem. **72**, 249 (1927).

Dr. MOREAD YANNI HANNA,
Department of Zoology, University College for Girls at Heliopolis,
Ein-Shams University, Cairo (Egypt) U.A.R.

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Knappe, klare Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text; sie sind auf einem gesonderten Blatt dem Manuskript beizufügen. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

Die *Beschriftung* der Abbildungen mit Buchstaben und/oder Ziffern erfolgt durch den Verlag. Die Hinweise hierfür sollen keinesfalls in der Abbildung selbst, sondern auf einem darüberliegenden, transparenten Deckblatt angegeben werden. Dort sind auch Abstriche oder gewünschte Bildausschnitte zu bezeichnen. Hinweispfeile oder -linien sind ebenfalls auf dem Deckblatt anzubringen, wobei die Endpunkte durch Einstich mit einer feinen Nadel auf der darunterliegenden Originalvorlage fixiert werden sollen. Es empfiehlt sich ferner, auf dem Deckblatt wichtige Abbildungspartien zu kennzeichnen, damit die Kunstanstalt bei der Ätzung ihr besonderes Augenmerk darauf richten kann.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

7. No rise in the fat content of the tissues of *Clarius occurs* after feeding even with high doses of glucose solution 10 gm/kilo gm body weight, which may indicate that process of interconversion of glucose into fat does not take place at these doses.

The author wishes to thank Prof. Dr. Fouad Khalil for reading through the manuscript.

Bibliography

Adolph, E. F.: Physiological regulations. Lancaster: Jaques Cattel Press 1943.

Al Gauhari, A. E.: On the blood sugar in *Clarius lazera*. Z. vergl. Physiol. **41**, 26 (1958).

Benjamin de Boer: The distribution of water and fat in the skin and muscle of the dog during chronic and acute dehydration. Amer. J. Physiol. **147**, 49 (1946).

Cori, C. F.: Fate of sugar in the animal body. Rate of glycogen formation in the liver of normal and insulinized rats during the absorption of glucose, fructose and galactose. J. biol. Chem. **70**, 577 (1926).

Evans, G.: The glycogen content of the rat heart. Amer. J. Physiol. **82**, 468 (1934).

Gawadi, A. G.: Ph. D. Thesis, Cambridge 1925.

Good, C. A., H. Kramer and M. Somogyi: Pflüger's method for glycogen determination. J. biol. Chem. **100**, 485 (1933).

Heller, H.: Effects of dehydration on adult and new born rats. J. Physiol. (Lond.) **108**, 303 (1949).

Koide, A., and Teirhyo: Vergleichende histologische Untersuchung des Glykogens in verschiedenen Geweben. Trans. jap. path. Soc. **18**, 216 (1928).

Kerr, S. E., and M. Ghantus: The effect of varying the carbohydrate and insulin supply on the glycogen, free sugar and lactic acid in mammalian brain. J. biol. Chem. **116**, 9 (1936).

Khalil, F., and G. Abdel Messeih: The storage of extra water by various tissues of *Varanus*. Z. vergl. Physiol. **42**, 415 (1959).

Lawerence, R. D., and R. D. McCance: The effect of starvation Phloridzin... etc. on the distrubition of glycogen in rat. Biochem. J. **25**, 570 (1931).

Menten, M. L.: Changes in the blood sugar of Cod, Sculpin and Pellock during asphyxia. J. biol. Chem. **72**, 249 (1927).

Dr. Moread Yanni Hanna,
Department of Zoology, University College for Girls at Heliopolis,
Ein-Shams University, Cairo (Egypt) U.A.R.

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Knappe, klare Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text; sie sind auf einem gesonderten Blatt dem Manuskript beizufügen. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

Die *Beschriftung* der Abbildungen mit Buchstaben und/oder Ziffern erfolgt durch den Verlag. Die Hinweise hierfür sollen keinesfalls in der Abbildung selbst, sondern auf einem darüberliegenden, transparenten Deckblatt angegeben werden. Dort sind auch Abstriche oder gewünschte Bildausschnitte zu bezeichnen. Hinweispfeile oder -linien sind ebenfalls auf dem Deckblatt anzubringen, wobei die Endpunkte durch Einstich mit einer feinen Nadel auf der darunterliegenden Originalvorlage fixiert werden sollen. Es empfiehlt sich ferner, auf dem Deckblatt wichtige Abbildungspartien zu kennzeichnen, damit die Kunstanstalt bei der Ätzung ihr besonderes Augenmerk darauf richten kann.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Künstliche radioaktive Isotope in Physiologie, Diagnostik und Therapie

Radioactive Isotopes in Physiology, Diagnostics and Therapy

Bearbeitet von zahlreichen Fachgelehrten

Herausgegeben von H. SCHWIEGK, München, und F. TURBA, Würzburg

Zweite, neubearbeitete und erweiterte Auflage

Mit 759 Abbildungen. LXVI, 2575 Seiten (davon 2027 Seiten in deutscher, 522 in englischer und 26 in französischer Sprache) Gr.-8°. 1961.

In zwei Bänden, die nur zusammen abgegeben werden Ganzleinen DM 398.—

ZUR INFORMATION

Nachdem die erste Auflage des Werkes „Künstliche radioaktive Isotope in Physiologie, Diagnostik und Therapie" aus dem Jahre 1953 bald vergriffen war, erschien jetzt neu bearbeitet und beträchtlich erweitert die zweite Auflage, die von H. SCHWIEGK, München, und F. TURBA, Würzburg, herausgegeben wurde. Es ist die Aufgabe dieses Buches, alles Wichtige zusammenzufassen, was in Physiologie, Biochemie, Pharmakologie, Mikrobiologie, Genetik, Diagnostik und Therapie mit Hilfe radioaktiver Isotope erarbeitet worden ist. Für viele Beiträge konnten die besten Kenner ihres Gebietes gewonnen werden, so daß eine Zusammenarbeit von amerikanischen, englischen, französischen, schwedischen, schweizer und deutschen Forschern entstanden ist. Im ersten Teil wurde wie in der ersten Auflage das Methodische behandelt, also physikalische Grundlagen, Meßgeräte, Meßmethoden im allgemeinen und für alle wichtigen Isotope im besonderen, wobei auch das Tritium und die stabilen Isotope sowie die Autoradiographie berücksichtigt werden. Als Vorbereitung für die Therapie werden die allgemeinen biologischen Strahlenwirkungen, die Strahlenbelastung, der Strahlenschutz und die medikamentöse Beeinflussung der Strahlenschädigungen abgehandelt. Neu hinzugekommen ist ein Beitrag über die Einrichtung von Isotopenlaboratorien. Den breitesten Raum nimmt die Darstellung der Indicatoruntersuchungen für alle Fragen ein, die in irgendeiner Weise mit der Biologie und Medizin zusammenhängen. Das Inhaltsverzeichnis zeigt den weiten Rahmen der Abhandlungen. Es folgen klinisch-diagnostische Untersuchungen auf dem Gebiet des Kreislaufs, der Tumor-, Schilddrüsen- und Blutdiagnostik. Der dritte Teil ist der Therapie mit radioaktiven Isotopen gewidmet, also der lokalisierten und internen Applikation und im besonderen der Therapie der Blut- und Schilddrüsenerkrankungen sowie der Ausschaltung der Hypophyse. Es kann wohl erwartet werden, daß jeder, der auf dem Gebiet der Medizin und Biologie mit radioaktiven Isotopen arbeiten will, hier die Anleitung und Information findet, die er benötigt.

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A G., Würzburg
Printed in Germany